



UNIVERSIDADE FEDERAL DE PERNAMBUCO  
CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA VEGETAL

LAYS KLÉCIA SILVA LINS

INFLUÊNCIA DE CAPRINOS NA REGENERAÇÃO DA CAATINGA

RECIFE, 2022

LAYS KLÉCIA SILVA LINS

**INFLUÊNCIA DE CAPRINOS NA REGENERAÇÃO DA CAATINGA**

Documento apresentado ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal da Universidade Federal de Pernambuco como um dos requisitos necessários para obtenção do título de doutora em Biologia Vegetal, na área de concentração Ecologia e Conservação e linha de pesquisa Ecologia de Populações e Comunidades.

Orientadora: Inara Roberta Leal

Catalogação na Fonte:  
Bibliotecário Bruno Márcio Gouveia, CRB-4/1788

Lins, Lays Klécia Silva

Influência de caprinos na regeneração da caatinga / Lays Klécia Silva Lins. - 2022.

106 f. : il.

Orientadora: Profa. Dra. Inara Roberta Leal.

Tese (doutorado) – Universidade Federal de Pernambuco. Centro de Biociências. Programa de Pós-graduação em Biologia Vegetal, Recife, 2022.

Inclui referências e anexos.

1. Caatinga. 2. Caprinos. 3. Ecologia das florestas tropicais. I. Leal, Inara Roberta (orientadora). II. Título.

634.909811

CDD (22.ed.)

UFPE/CB-2022-093

**LAYS KLÉCIA SILVA LINS**

**INFLUÊNCIA DE CAPRINOS NA REGENERAÇÃO DA CAATINGA**

Tese apresentada ao Programa de Pós-graduação em Biologia Vegetal da Universidade Federal de Pernambuco, Centro de Biociências como requisito para a obtenção do título de doutora Biologia Vegetal na área de concentração Ecologia e Conservação e linha de pesquisa Ecologia de Populações e Comunidades.

Aprovada em: 24/02/2022. Participação por videoconferência

**BANCA EXAMINADORA**

Dra. Inara Roberta Leal  
Orientadora- Universidade Federal de Pernambuco

Dr. Marcelo Tabarelli  
Avaliador interno- Universidade Federal de Pernambuco

Dr. Rainer Wirth  
Avaliador externo – University of Kaiserslautern

Dra. Fernanda Maria Pereira de Oliveira  
Avaliadora externa- Universidade Federal de Pernambuco

Dra. Carine Emer  
Avaliadora externa- Universidade Federal de Pernambuco

## AGRADECIMENTOS

Esta seção é mais prazerosa e reflexiva de todas as outras que se encontram nesse documento e, primordialmente, é a grande base na construção de tudo que será exibido nas próximas seções. Todo esforço contido aqui não seria possível sem o apoio e a amizade de tantas pessoas envolvidas nesse processo. Por isso, com muita emoção, gostaria de agradecer aos que acompanharam a minha caminhada até o fim dessa tese.

A realização dessa tese jamais seria possível sem as primeiras pessoas que me encorajaram a seguir a carreira acadêmica. A Flávia Moura foi a primeira pessoal que me falou “você sabe inglês? Eu acho que você deveria aprender e tentar o mestrado”. Talvez ela não saiba, mas aquela conversa sobre o mestrado mudou a minha vida. Eu não me veria mais feliz em outro lugar que não fosse nesse mundo acadêmico. Não poderia também deixar de agradecer à Gilberto Costa e Ana Malhado que tanto contribuíram na minha formação no mestrado e são, para mim, exemplos tanto pelo profissionalismo quanto pelas suas histórias de vida inspiradoras. Quando eu saí da UFAL e falei que seria orientada por Inara Leal, a Ana me falou que eu não poderia ter orientadora melhor. E não poderia mesmo!

Inara é um exemplo de dedicação acadêmica, de responsabilidade e de muita competência. À Inara, eu agradeço por todo carinho e todo aprendizado que tive nesse processo. Com ela, aprendi muitas coisas sobre ecologia, mas também de como ser um bom profissional sem deixar de ser ‘humano’. Eu concluo o doutorado com a sensação de ter aproveitado ao máximo tudo que deveria ser aproveitado, principalmente por estar inserida num grupo de pesquisa tão competente. Eu não poderia deixar de agradecer à Marcelo por tanto ter me guiado, pelas boas conversas e contribuições teóricas daquilo que é “razoável pensar”.

Agradeço também aos meus amigos que tanto ajudaram nos árduos campos de coleta. Os capítulos que aqui apresento jamais seriam possíveis sem a colaboração vocês. Em especial, David e Renato que me ajudaram nas coletas mais difíceis. Ronald, Adrielle, Jake, Isabelle, Ivanice, Diego, Sinzinando, Sandro, Pedro, Carol, Clarissa, Haymée, eu sou muito feliz pela amizade que fizemos no Catimbau e sou imensamente grata por toda ajuda em campo ou até mesmo pelo apoio emocional na elaboração deste documento. Não poderia também deixar de agradecer aos moradores do Catimbau por todo acolhimento que tive durante a coleta de dados, em especial, Josias, Zé Bezerra, Rudinho, entre outros da vila.

A parte final dessa tese foi desenvolvida de forma remota devido à pandemia. Senti saudades dos diálogos no laboratório, mas ainda assim pude contar com os colegas de laboratório, mesmo que remotamente, por meio dos seminários. Por isso, agradeço aos que participavam dos seminários e estiveram comigo para discutir os “dados loucos” que foram aparecendo no caminho. Muito do que está apresentado aqui nessa tese é o resultado de discussões e prévias contribuições. Por isso, não poderia deixar de agradecer à Fernanda e Carine por todos os conselhos estatísticos e de escrita. Vocês são especiais na minha formação.

Eu também não poderia deixar de agradecer aos meus amigos e amigas que não fazem parte da academia, mas que sempre me estimular a prosseguir no caminho. Por muitas vezes, eu estive angustiada e ouvi deles um “não desista, eu quero ter uma amiga doutora com doutorado”. Por último, mas o mais importante, não poderia deixar de agradecer à minha família que sempre me apoiou nessa caminhada. Márcio, Cleo, Eliete, Laissa, Paulo Vinicius, eu não teria chegado até aqui sem vocês!

Eu sou grata por toda oportunidade que tive até aqui e me sinto muito feliz por estar finalmente escrevendo tudo isso. Obrigada a todos vocês que contribuíram para que eu estivesse aqui, escrevendo essas frases e sentindo uma enorme emoção, com o coração cheio de gratidão!

“Assim, o grupo ecológico do professor seguia de volta para casa. E, em cada um, havia uma história para contar(...)”. (GUSMÃO, 2006, p. 131)

## RESUMO

As práticas da pecuária extensiva nos ecossistemas naturais podem reduzir a capacidade de regeneração da vegetação e induzir ecossistemas a estados permanentes de degradação, especialmente em áreas de florestas secas onde essas práticas são constantes e garantem a subsistência de populações humanas. Esta tese aborda o efeito de caprinos criados extensivamente na Caatinga, o maior bloco de florestas secas da América do Sul, através de um experimento de exclusão destes grandes herbívoros para verificar seu impacto nos mecanismos de regeneração (i.e., banco de sementes e banco de plântulas). O estudo foi realizado em 14 pares de parcelas de 20 m × 20 m, cada par constituído de uma parcela de livre acesso e outra onde os caprinos foram excluídos há cinco anos através de cercas. Os resultados do primeiro manuscrito indicaram um banco de sementes pouco denso (14 sementes/m<sup>2</sup>), empobrecido taxonomicamente (24 espécies) e de curta duração, não havendo efeito de caprinos nesse mecanismo de regeneração quanto à proporção de sementes viáveis, diversidade alfa ou diversidade beta. Adicionalmente, a sobrevivência observada de plântulas de quatro espécies arbóreas nativas da Caatinga adicionadas experimentalmente nas parcelas de exclusão (68.4%) foi maior que daquelas adicionadas nas parcelas de livre acesso (39%), indicando um efeito mais forte e negativo desses animais sobre plântulas que sobre sementes. O segundo manuscrito reporta, também, um forte efeito negativo dos caprinos sobre plântulas. Acompanhando a dinâmica natural de plântulas de espécies arbóreas ao longo de cinco anos foi verificada uma baixa densidade de regenerantes (0.8 plântulas/m<sup>2</sup>). Observamos que os caprinos impactam negativamente a assembleia de plântulas, através do aumento da mortalidade (2.3 vezes maior que em áreas de exclusão) e da diminuição da diversidade alfa e beta, embora mudanças no recrutamento de novos indivíduos não tenham sido observadas. Esses resultados indicam que caprinos podem alterar processos de regeneração em florestas secas, diminuindo a capacidade de resiliência principalmente associada ao estabelecimento de plântulas.

**Palavras-chaves:** florestas secas; recrutamento; mortalidade; banco de sementes.

## ABSTRACT

Extensive livestock in natural ecosystems can reduce the ability of vegetation to regenerate and induce ecosystems to permanent states of degradation, especially in areas of dry forests where these practices are constant and guarantee the subsistence of human populations. This thesis addresses the effect of goats raised extensively in the Caatinga, the largest block of dry forests in South America, through an experiment to exclude these large herbivores to verify their impact on regeneration mechanisms (i.e., seed and seedling bank). The study was carried out in 14 pairs of 20 m × 20 m plots, each pair consisting of an open-access plot and an exclusion plot in which goats were excluded five years ago with fences. The results of the first manuscript indicated a low-density seed bank (14 seeds/m<sup>2</sup>), taxonomically impoverished (24 species), and short-lived in the soil, with no effect of goats on this regeneration mechanism regarding the proportion of viable seeds, alpha diversity, or beta diversity. Additionally, the survival of seedlings of four tree species native to the Caatinga experimentally added to exclusion plots (68.4%) was higher than that of seedlings added to open access plots (39%), indicating a stronger and negative effect of these animals on seedlings. The second manuscript also reports a strong negative effect of goats on seedlings. Following the natural dynamics of seedlings of tree species over five years, a low density of regenerants (0.8 seedlings/m<sup>2</sup>) was observed. We observed that goats negatively impact the seedling assembly, through increased mortality (2.3 times higher than in exclusion areas) and decreased alpha and beta diversity, although changes in the recruitment of new individuals were not observed. These results indicate that goats can alter regeneration processes in dry forests, decreasing the resilience capacity mainly associated with the establishment of seedlings.

**Keywords:** Dry forests; Recruitment; Mortality; Seed Bank.

## SUMÁRIO

<b>1 INTRODUÇÃO .....</b>	10
<b>2 FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA.....</b>	13
2.1 O PROCESSO DE REGENERAÇÃO NATURAL.....	13
<b>2.1.1 Chuva de sementes .....</b>	14
<b>2.1.2 Banco de sementes .....</b>	14
<b>2.1.3 Plântulas .....</b>	16
<b>2.1.4 Impactos das atividades antrópicas no processo de regeneração .....</b>	17
<b>2.1.5 Regeneração em florestas tropicais sazonalmente secas .....</b>	18
<b>2.1.6 Caatinga.....</b>	20
2.2 EFEITOS DE GRANDES HERBÍVOROS E DA PECUÁRIA EXTENSIVA SOBRE A REGENERAÇÃO .....	22
<b>2.2.1 Grandes herbívoros .....</b>	22
<b>2.2.2 Pecuária extensiva .....</b>	25
<b>2.2.3 Caprinos na Caatinga.....</b>	26
<b>3 ARTIGO 1.....</b>	29
Exotic goats do not affect the seed bank but reduce seedling survival in a human-modified landscape of Caatinga dry forest .....	30
<b>4 ARTIGO 2.....</b>	65
Effects of goats on seedling dynamic and diversity of woody species in the Caatinga dry forest.....	66
<b>5 CONSIDERAÇÕES FINAIS.....</b>	95
<b>REFERÊNCIAS.....</b>	96
<b>ANEXO A.....</b>	105

## 1 INTRODUÇÃO

Em todo o mundo, áreas de florestas tropicais têm sido impactadas por grandes mudanças no uso da terra que induzem o desmatamento e podem levar os ecossistemas a níveis crescentes de degradação. A degradação dessas áreas, por sua vez, se traduz na diminuição ou restrição de processos ligados à regeneração, o que pode então comprometer a provisão dos serviços ecossistêmicos. A pecuária extensiva tem sido descrita como uma das maiores atividades de uso da terra, criando renda e alimento para bilhões de pessoas. No entanto, os impactos dessas atividades podem reduzir a capacidade da vegetação de se regenerar naturalmente.

De forma geral, grandes herbívoros são apontados como um dos principais fatores afetando a dinâmica de plantas através da redução na produção de sementes e do aumento na mortalidade das plântulas, diminuindo sua fonte de resiliência (ou seja, diminuindo o número de sementes e de plântulas). Com a sedentarização das populações humanas, algumas das muitas espécies de grandes herbívoros potenciais como caprinos, ovinos e bovinos foram domesticados e criados em larga escala. Uma característica peculiar desses animais é que, por serem ruminantes, possuem alta capacidade de digestibilidade e assim colonizam áreas da vegetação particularmente em regiões de condições ambientais adversas. Assim, a criação extensiva desses animais tornou-se altamente difundida no mundo, particularmente em florestas tropicais sazonalmente secas onde milhões de pessoas habitam e a degradação resultante é mais pronunciada.

Mais de 97% das áreas de florestas tropicais secas remanescentes estão sob risco de várias ameaças relacionadas à superexploração de produtos florestais, incluindo alterações na vegetação para criação extensiva de animais. A regeneração dessas florestas, é então um processo importante considerando que é capaz de manter a produtividade da floresta e os serviços ecossistêmicos associados à biomassa florestal. Enfrentar com sucesso os desafios globais de sustentabilidade, como perda de biodiversidade e segurança alimentar depende da compreensão dessas mudanças de uso da terra, uma vez que afeta fortemente as fontes de carbono, causa perda de habitat e sustenta a produção de alimentos.

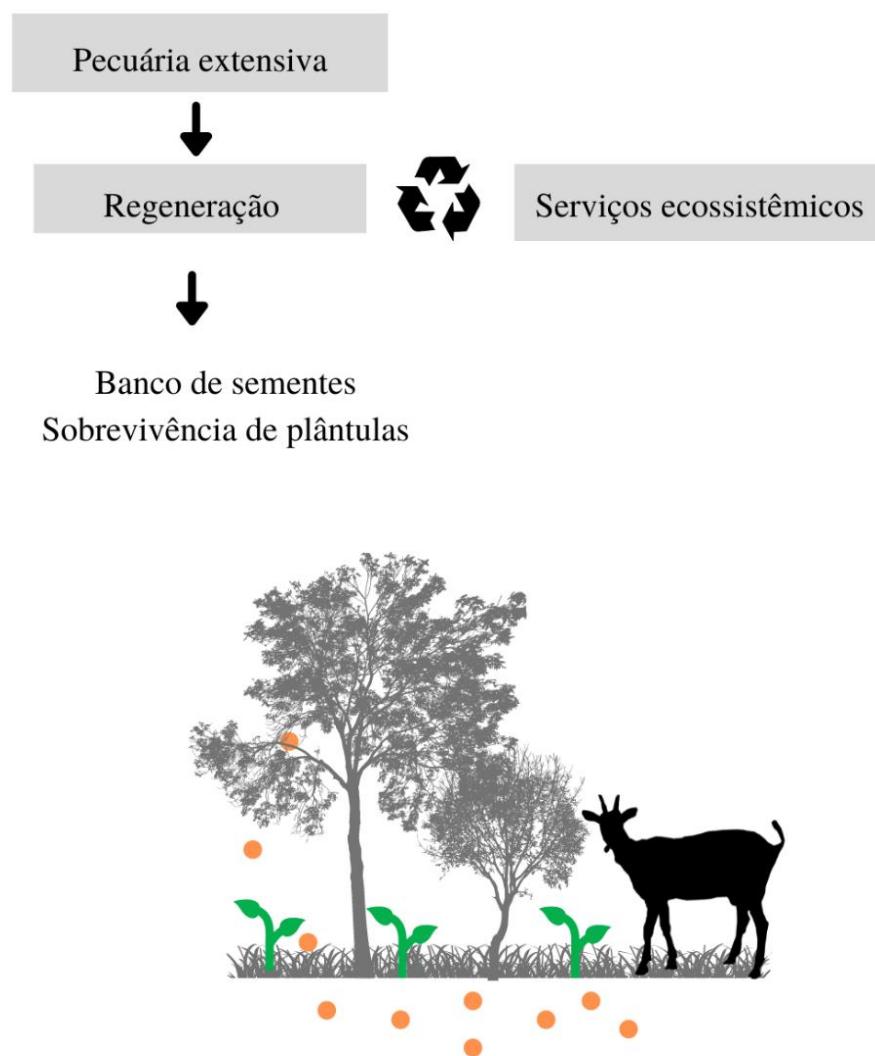
A Caatinga compreende o maior bloco de florestas tropicais da América do Sul e abriga populações que adotam práticas de exploração de produtos florestais, onde espécies de caprinos

são criadas extensivamente em áreas de vegetação nativa. Apesar da densidade de caprinos nessa região ser superior ao ecologicamente recomendado, há relativamente poucos estudos sobre como estes animais influenciam a capacidade de regeneração da vegetação. Isso se deve provavelmente a falta de áreas livres da pastagem de caprinos, o que demanda o estabelecimento de experimentos de exclusão para verificar o efeito destes herbívoros sobre a assembleia de regenerantes.

O uso de experimentos de exclusão de caprinos constitui uma excelente oportunidade para compreender os efeitos da pecuária extensiva no processo de regeneração. Experimentos desta natureza são fundamentais no contexto atual de uso da terra na Caatinga, porque podem fornecer informações sobre a resiliência do ecossistema, com suas potenciais consequências para o futuro dessa biota e de suas populações humanas altamente dependentes de recursos/serviços da biodiversidade. Abordar esse tipo de tema implica então em entender o efeito de grandes herbívoros nos mecanismos de regeneração. Esta tese é um caminho na direção desse entendimento e tem o objetivo de avaliar o efeito de caprinos na regeneração da Caatinga através de mecanismos de regeneração como o banco de sementes e o banco de plântulas (Figura 1). Para compô-la, foram reunidas informações divididas em duas partes.

A primeira parte constitui uma fundamentação teórica subdividida em dois grandes principais blocos que abordam (a) o processo de regeneração – conceitos, mecanismos e um apanhado geral do que se sabe desse processo nas florestas tropicais e, em especial, nas florestas tropicais sazonalmente secas; (b) o efeito de grandes herbívoros e da pecuária extensiva no processo de regeneração natural no contexto geral e em áreas de florestas secas, especialmente a Caatinga. A segunda parte contém dois artigos que discutem, respectivamente, (a) qual o efeito de caprinos nos principais mecanismos de regeneração (banco de sementes e plântulas) na Caatinga; (b) uma avaliação mais aprofundada do efeito de caprinos na dinâmica natural de plântulas durante um período de cinco anos. A tese é finalizada com considerações finais mostrando sua contribuição para o estado da arte do tema proposto.

Figura 1: Objetivos gerais da tese. Na figura, há a representação da pecuária extensiva afetando o processo de regeneração através de impactos no banco de sementes e no banco de plântulas. A capacidade de regeneração florestal está intimamente ligada à oferta de serviços ecossistêmicos, o que justifica a importância de práticas florestais sustentáveis.



## 2 FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA

### 2.1 O PROCESSO DE REGENERAÇÃO NATURAL

Etimologicamente, regeneração significa a ação de reconstruir, restaurar, recuperar e renovar, entre outros. Na terminologia florestal, o termo ‘regeneração natural’ tem dois significados, que devem ser entendidos dentro do contexto em que são aplicados: (1) o conceito estático que se refere à caracterização de um estado atual da vegetação e é expresso como “o número de indivíduos jovens de uma população” e; (2) o conceito dinâmico que se refere ao processo de renovação ou povoamento e quantifica o equilíbrio entre os processos de recrutamento, crescimento e mortalidade de espécies vegetais regenerantes (JARDIM, 2015). Assim, o processo de regeneração está diretamente relacionado à entrada de novos indivíduos no sistema.

A teoria do distúrbio sugere que a entrada de novos indivíduos em florestas tropicais inicia-se com formação de clareiras (SHUGART, 1984; YAMAMOTO, 1992; PAKEMAN; SMALL, 2005). O termo clareira ou “gap”, em inglês, é utilizado para designar as descontinuidades existentes na estrutura do dossel florestal. Existem vários conceitos de clareira na literatura, todos eles expressando a ideia de uma abertura no dossel da floresta (YAMAMOTO, 1992; PAKEMAN; SMALL, 2005). Essas clareiras podem surgir de forma natural (queda de uma árvore, ou por extensões maiores de habitat perdido durante deslizamentos ou incêndios florestais) ou ocasionadas por atividades antrópicas como agricultura, corte seletivo ou corte raso etc. que são geralmente distúrbios mais graves do que as clareiras naturais do mesmo tamanho e sua frequência crescente está mudando rapidamente a paisagem tropical (DALLING; HUBBELL, 2002; PERES; BARLOW; LAURANCE, 2006).

A regeneração florestal é um processo de sucessão secundária em nível de comunidade e de ecossistema sobre uma área florestada e cuja vegetação foi natural ou antropicamente removida (CHAZDON, 2012). O processo sucessional segue uma progressão de estágios durante os quais florestas apresentam um enriquecimento gradual de espécies e um aumento em complexidade estrutural e funcional que pode ser resumido em três fases: (1) fase da criação da clareira, (2) crescimento da floresta e (3) floresta madura (JARDIM, 2015). A duração de cada fase depende de fatores como a magnitude do distúrbio, especialmente em termos do tamanho da clareira (CLARKE; DAVISON, 2004; CHAZDON et al., 2006; JARDIM, 2015). Após distúrbios de abertura de clareiras florestais naturais ou ao abandono de campos

cultivados ou pastagens, o recrutamento de novas espécies vegetais pode se originar das seguintes fontes: a chuva de sementes, o banco de sementes do solo e o banco de plântulas.

### **2.1.1 Chuva de sementes**

Um importante mecanismo de regeneração nas florestas após a formação de clareiras é o movimento de dispersão dos diásporos da planta mãe até chegar ao solo, denominado chuva de sementes (WILLSON; CROME, 1989; CUBIÑA; AIDE, 2001). Esse mecanismo um possui papel importante na organização da estrutura da vegetação, na distribuição espacial da comunidade, no aumento do número de espécies e de indivíduos da área e na formação e manutenção do banco de sementes do solo (WEIHER; CLARKE; KEDDY, 1998; CLARK; POULSEN; PARKER, 2001).

A atuação da chuva de sementes é dependente de fatores como a proximidade da fonte de diásporos, das características dos diásporos e da ação dos vetores de dispersão (CLARK et al., 1999; CLARK; POULSEN; PARKER, 2001) . De forma geral, as sementes tendem a se dispersar em densidade maior próxima à planta mãe, desta forma acabam tornando-se mais suscetíveis à predação e competição (NATHAN; CASAGRANDI, 2004) . Assim, a dispersão a longas distâncias constitui um fator importante para a sucessão das florestas. A dispersão de sementes acontece por diferentes síndromes e distintos agentes, tais com o vento (anemocórica), água (hidrocórica), animais (zoocórica), gravidade (barocórica) ou por mecanismos da própria planta (autocórica) (JESUS et al., 2012). A anemocoria e a autocoria são síndromes mais características de espécies emergentes nas florestas ou de espécies dominantes em ambientes recém-perturbados (HOWE; SMALLWOOD, 1982). A zoocoria predomina em áreas de florestas com estágios sucessionais mais avançados, onde há suporte para esses animais (JANZEN; VASQUEZ-YANES 1991).

O processo de dispersão não só possibilita a chegada de sementes a locais favoráveis para o estabelecimento de plântulas como também pode transportar a semente para longe da planta-mãe (NATHAN; MULLER-LANDAU, 2000; NATHAN; CASAGRANDI, 2004). O potencial de regeneração de uma floresta pode ser avaliado através da junção das análises dos diásporos oriundos da chuva de sementes e o banco de sementes que são depositadas no solo.

### **2.1.2 Banco de sementes**

O banco de sementes do solo é definido como as sementes existentes na superfície ou enterradas no solo (GARWOOD, 1989; THOMPSON, 2009) que são importantes para

impulsionar a regeneração, particularmente para ecossistemas sujeitos a perturbações regulares (PAKEMAN; SMALL, 2005; SAVADOGO et al., 2017; SILVA; OVERBECK, 2020). Esse reservatório corresponde às sementes não germinadas, mas que são potencialmente capazes de substituir as plantas adultas que foram excluídas da comunidade (LECK; SIMPSON, 1989). Uma alta densidade e diversidade de sementes no solo podem acelerar a regeneração após distúrbios e a sua composição é um indicador crucial de possíveis tendências de sucessão e resiliência das populações de plantas (SKOGLUND, 1992; KHURANA; SINGH, 2001).

As sementes que compõe o banco podem ser oriundas da comunidade local (i.e., banco de sementes autóctone) ou da vizinhança e de áreas distantes (i.e., banco de sementes alóctone), por meio de distintos processos de dispersão. Essas sementes podem ainda ser denominadas de acordo com o estágio de sucessão, como proposto por GARWOOD (1989): as espécies de floresta madura (ou primária) germinam e se estabelecem no sub-bosque sombreado de floresta intacta e geralmente são sementes grandes, tolerantes à sombra, de crescimento lento e de vida longa. Em contraste, as espécies pioneiras de vida curta germinam e se estabelecem apenas em grandes clareiras. São espécies de sementes pequenas, intolerantes à sombra e de crescimento rápido. Espécies pioneiras de vida longa (ou seja, espécies secundárias tardias) germinam ao sol ou à sombra, mas crescem apenas em clareiras na floresta.

O acúmulo de sementes no solo depende das propriedades das sementes, incluindo germinação, dormência, viabilidade e padrões temporais e estratégias de dispersão de sementes (GARWOOD, 1989; DALLING; SWAINE; GARWOOD, 1998). Assim, as sementes que compõe o banco podem ser classificadas em algumas estratégias conforme GARWOOD (1989): sementes de espécies de germinação rápida, que têm viabilidade de curto prazo e sem dormência, são classificadas como transitórias, enquanto sementes de longa duração, com dormência, são chamadas de persistentes. Bancos de sementes pseudo-persistentes são compostos por espécies de vida curta, sementes que se dispersam continuamente ao longo do ano, e que por isso parecem ser persistentes (GARWOOD, 1989). Bancos de sementes transitórios atrasados são constituídos por sementes com germinação tardia (muitas vezes assíncrona), não associadas a condições sazonais adversas. Em ambientes com períodos sazonais de chuva, as sementes podem ser sementes sazonalmente dormentes, com longevidade intermediária, e são classificadas em banco de sementes transitório sazonal (GARWOOD, 1989). Todas essas estratégias de banco de sementes podem ocorrer concomitantemente no

solo, mas uma estratégia pode predominar de acordo com as características do habitat (DALLING et al., 2011; GARWOOD, 1989).

A densidade do banco de sementes tende a diminuir rapidamente mediante a ocorrência de uma clareira por meio da germinação ou perda da viabilidade da semente (HOPKINS; GRAHAM, 1984). Espécies pioneiras de vida curta aparecem rapidamente após perturbações e tendem a ser substituídas ao longo do tempo. A taxa na qual o banco de sementes retorna ao tamanho pré-distúrbio e sua composição é influenciada pelo tamanho da clareira, gravidade da perturbação e estratégia de regeneração das espécies colonizadoras (GARWOOD, 1989).

### **2.1.3 Plântulas**

Durante o processo de sucessão, além da barreira imposta pela chegada de sementes no solo, há as barreiras envolvidas no processo germinativo que depende de condições bióticas e abióticas favoráveis para ocorrer (SALAZAR et al., 2011). A limitação de recrutamento de plantas nos estágios iniciais do ciclo de vida da planta pode ocorrer por meio de dois processos conhecidos como limitação de sementes e limitação de estabelecimento (CLARK et al., 2007). Populações limitadas por sementes têm menos indivíduos porque as sementes não chegam em todos os potenciais locais de recrutamento (TURNBULL; CRAWLEY; REES, 2000; NATHAN; MULLER-LANDAU, 2000). A baixa disponibilidade de sementes num ambiente pode ser explicada também pela (1) baixa produção de propágulos pela planta-mãe; (2) falta de dispersores de propágulos; (3) altas taxas de predação de semente pós-dispersão (MARON; GARDNER, 2000; ORROCK et al., 2006; CLARK et al., 2007; BRICKER; PEARSON; MARON, 2010; KNOCHEL; FLAGG; SEASTEDT, 2010).

Acredita-se que a limitação de sementes é mais comum em ambientes perturbados (início da sucessão) que em ambientes não perturbados (TURNBULL; CRAWLEY; REES, 2000; CLARK et al., 2007) visto que a remoção de adultos e a imposição de perturbações do solo diminuem geralmente o número de plântulas que recrutaram a partir de sementes. Muitos estudos têm apoiado hipótese de um trade-off entre tamanho de semente e capacidade de colonização (COOMES; GRUBB, 2003; WESTOBY; MOLES, 2004). Espécies de sementes pequenas têm mais facilidade na colonização (e menos limitação de sementes) que espécies de sementes grandes, devido à relação inversa entre o número e a massa de sementes produzidas (DALLING; SWAINE; GARWOOD, 1998). Ao produzir sementes menores, uma espécie

pode, presumivelmente, alcançar mais locais de recrutamento, diminuindo assim a limitação de sementes.

A limitação de estabelecimento, por sua vez, ocorre por outros fatores que limitam o recrutamento de novos indivíduos para a população que não inclui o número de sementes (CLARK et al., 1999). Tal processo ocorre quando o tamanho populacional é reduzido pelo número e qualidade de áreas disponíveis para o estabelecimento (CLARK et al., 1999; NATHAN; MULLER-LANDAU, 2000). Assim, o potencial de recrutamento natural deve estar diretamente correlacionado com a quantidade e a qualidade de cobertura florestal e fatores como disponibilidade hídrica, luz e predação por herbívoros (CLARK et al., 1999).

Apesar desses trabalhos acima abordados terem documentado a influência da chegada de sementes e do estabelecimento de plântulas na recuperação das florestas, é importante ressaltar que impactos antropogênicos também alteram fortemente esses padrões, havendo então a necessidade de avaliar a magnitude e a direção desses impactos nos diversos ecossistemas,

#### **2.1.4 Impactos das atividades antrópicas no processo de regeneração**

Florestas são sistemas dinâmicos e complexos, que mudam constantemente em resposta a distúrbios naturais. No entanto, as mudanças ambientais antropogênicas podem induzir a distúrbios que causam transições florestais não reversíveis e levam ao processo denominado de degradação. A degradação é, portanto, a perda de resiliência induzida pelo homem que impede a recuperação da floresta ou de outro ecossistema para o estado anterior à perturbação (GHAZOUL et al., 2015).

Quando ocorre total remoção de biomassa florestal para criação de áreas agrícolas e estas são abandonadas, inicia-se o processo de regeneração natural (CHAZDON, 2012) . No entanto, esse processo pode ser alterado se a floresta for submetida a distúrbios antrópicos crônicos, ou seja, distúrbios que resultam de uma remoção sutil, mas contínua de pequenas frações de biomassa florestal (SINGH, 1998; RIBEIRO et al., 2015). Por exemplo, a coleta de madeira provavelmente limitará severamente a disponibilidade de fontes de sementes para a sucessão de florestas, particularmente para aquelas espécies que estão sendo coletadas (SPECHT et al., 2015). A frequência e a intensidade dessas perturbações podem acarretar o que é conhecido como sucessão interrompida (do inglês “*arrested succession*”) (SARMIENTO, 1997; TABARELLI; LOPES; PERES, 2008; ARROYO-RODRÍGUEZ et al., 2017),

potencialmente detendo o processo natural de regeneração. As consequências desse tipo de distúrbio para a sucessão florestal são relativamente fáceis de prever, mas difíceis de avaliar (ARROYO-RODRÍGUEZ et al., 2017) visto que a retirada contínua dos produtos florestais desfavorece o entendimento de seu impacto. Tais perturbações podem inibir o estabelecimento de plântulas e o desenvolvimento de árvores da floresta, podendo haver uma mudança para arbustos ramificados em um processo conhecido como arbustização (ou “*shrub encroachment*” ELDRIDGE et al. 2011).

As mudanças de uso da terra têm levado diversos ecossistemas a estados de degradação (DIAZ et al., 1997; HUANG et al., 2019). Estimativas mais atuais mostram que a mudança no uso da terra afetou quase um terço (32%) da área terrestre global em apenas seis décadas (1960-2019) e, portanto, é cerca de quatro vezes maior em extensão do que o estimado anteriormente a partir de avaliações de mudança de terra de longo prazo (WINKLER et al., 2021). Esses dados alarmantes ressaltam então a necessidade de estudo sobre o processo de regeneração nas florestas, especialmente nas florestas tropicais sazonalmente secas, onde há grandes concentrações de populações humanas e a degradação é mais pronunciada (PRĀVĀLIE, 2016).

### **2.1.5 Regeneração em florestas tropicais sazonalmente secas**

Florestas tropicais sazonalmente secas (daqui para frente apenas florestas secas) representam mais de 40% das florestas tropicais do mundo (MURPHY; LUGO, 1986). Essas florestas ocorrem principalmente adjacentes às florestas tropicais e savanas até 20-23° latitudes norte e sul, conforme mapeado por MILES et al. (2006) e estão concentradas na América do Sul (54,2%), Eurásia (16,4%) e África (13,1%) (MILES et al. 2006). América do Norte e Central (12,5%) e Australásia e Sudeste Asiático (3,8%) suportam extensões mais curtas de florestas secas.

Por estarem associadas a grandes centros populacionais, as florestas secas são exploradas há milhares de anos para os mais diversos fins. Mais de 97% da área remanescente de floresta tropical seca está sob risco de várias ameaças (MILES et al., 2006) como (1) paisagens dedicadas a commodities comerciais (por exemplo, carne bovina, soja, óleo de palma) por meio de modernas tecnologias agropastoris adotadas por grandes propriedades rurais e (2) paisagens dominadas por populações tradicionais, com pequenas propriedades voltadas para atividades de subsistência via agricultura de derrubada e queimada, pecuária extensiva e exploração de produtos e serviços florestais (ver MELO, 2017). Compreender o processo de regeneração

dessas florestas no contexto de diferentes dimensões ecológicas e humanas representa um dos principais desafios atuais para promover e desenvolver programas de conservação e manejo desse ecossistema ameaçado (QUESADA et al., 2009)

Essas florestas são caracterizadas por padrões de chuvas altamente sazonais com áreas em que o período seco dura cerca de seis meses com chuvas anuais entre 400 e 1700 mm (GERHARDT; HYTTEBORN, 1992), o que implica em condições abióticas mais severas e variáveis do que em outras florestas tropicais. As condições do habitat implicam no desenvolvimento de diversas estratégias peculiares considerando que a sazonalidade acentuada afeta padrões de produção de sementes, germinação, sobrevivência e desenvolvimento de plântulas (VIEIRA; SCARIOT, 2006). O processo de regeneração nesses ambientes é geralmente mais lento, em termos de crescimento de plantas e outras características de desenvolvimento do que em florestas úmidas (EWEL, 1977; MURPHY; LUGO, 1986)

Sementes da maioria das espécies de florestas secas amadurecem na estação seca e são dispersas no início da estação chuvosa quando há condições favoráveis para germinação e crescimento de plântulas (MCDONALD; MCLAREN; NEWTON, 2010). Nessas florestas, sementes dispersas pelo vento são mais aptas a colonizarem áreas recém-perturbadas do que sementes dispersas por vertebrados (KENNARD et al., 2002; VIEIRA; SCARIOT, 2006). No entanto, alguns trabalhos também têm demonstrado a importância de formigas nos serviços de dispersão em florestas secas (LEAL; WIRTH; TABARELLI, 2007; OLIVEIRA et al., 2019).

As sementes tendem a apresentar características como tegumento espesso, ou seja, de resistência efetiva, suportando alta temperatura do solo e funcionando como uma adaptação a fim de impedir que as sementes germinem durante o período de estiagem, constituindo-se, portanto, uma estratégia de escape à seca (ANGEVINE; CHABOT, 1979). A chegada das chuvas favorece de imediato a germinação, sendo já comprovado que a época de dispersão e consequente germinação estão relacionadas com o grau de sazonalidade (CECCON; HERNÁNDEZ, 2009). Nesses ambientes, o banco de sementes possui baixa densidade de espécies lenhosas quando comparada as florestas úmidas, pois tendem a germinar no ano seguinte à sua produção (SKOGLUND, 1992; KHURANA; SINGH, 2001) e são frequentemente afetadas por fatores externos como a predação, dessecação (KENNARD et al., 2002).

A estação seca representa o período com maior mortalidade de plântulas, visto que as folhas da maioria das plantas tendem a cair, o solo exposto recebe alta irradiação solar e, consequentemente, maiores temperaturas e menor disponibilidade hídrica e umidade relativa do ar são observadas (LIEBERMAN; LI, 1992; RIBEIRO et al., 2015). Assim, as camadas superficiais secam mais rapidamente, podendo limitar o recrutamento de plântulas ou influenciar a abundância relativa das espécies (ENGELBRECHT et al., 2006). O recrutamento e o crescimento de plântulas nas florestas secas, tende então a ser limitado à estação chuvosa, quando a disponibilidade de água é maior (VIEIRA; SCARIOT, 2006). Embora a alta incidência luminosa existente nas florestas secas impulsione o crescimento de plântulas durante a estação chuvosa, há um efeito negativo durante a estação seca devido à dessecação (CALLAWAY; WALKER, 1997). O sombreamento proporciona o sucesso da germinação e sobrevivência de plântulas, pois estudos relatam altas densidades de plântulas em ambientes mais sombreados de florestas secas que em áreas mais abertas (LIEBERMAN; LI, 1992).

Com base na estrutura e composição das comunidades de árvores em florestas secas presentes ao longo do processo de sucessão, vários autores têm demonstrado que a maioria das espécies de árvores se regeneram através de rebrota (MURPHY; LUGO, 1986; CECCON; HUANTE; RINCÓN, 2006; ZEPPEL et al., 2015; VANDERLEI et al., 2021). Apesar de o número de plântulas regenerantes por sementes ser maior, a probabilidade de sobrevivência é significativamente menor. Esse resultado explicaria o alto percentual de árvores adultas originadas por rebrotas. Rebrotar parece ser vantajoso para muitas espécies, incluindo aquelas que se regeneram com frequência por sementes, presumivelmente porque rebrotas vegetativas podem aproveitar o extenso sistema radicular e o armazenamento substancial de metabólitos nas partes restantes da planta-mãe (PAUSAS; KEELEY, 2014).

É importante ressaltar que essas estratégias descritas podem variar de acordo com os sistemas e os distúrbios impostos, especialmente os distúrbios antropogênicos. Assim, trabalhos sobre dinâmica de sementes e estabelecimento de plântulas e como esta é influenciada por esses distúrbios ainda são necessários principalmente em áreas de florestas secas.

### **2.1.6 Caatinga**

A Caatinga representa a maior área contínua de floresta seca da América do Sul e está integralmente contida no território brasileiro (SILVA; LEAL; TABARELLI, 2018). Esta vegetação incorpora um conjunto de variadas fisionomias, desde áreas arbustivas abertos com muitas cactáceas e bromeliáceas até formações florestais de árvores espinhosas (SAMPAIO;

FREITAS, 2017). Entretanto, a Caatinga é acometida por diversos distúrbios antrópicos. Coletivamente, agricultura de corte-e-queima, pecuária extensiva e coleta de lenha impõem níveis de degradação, variando da remoção de pequenas frações de biomassa até a completa desertificação neste ecossistema (LEAL et al., 2005). Nessas florestas, populações humanas dependentes dos recursos florestais provavelmente continuarão a converter áreas naturais em complexos mosaicos constituídos por campos agrícolas, pastagens, pequenos fragmentos florestais e manchas de floresta em processo de regeneração natural com diferentes idades de abandono pelo homem (QUESADA et al., 2009; BARROS et al., 2021).

A assembleia de plântulas da Caatinga é pouco densa e pobre do ponto de vista taxonômico; i.e. < 0,5 plântulas por metro quadrado, com poucas espécies dominantes (VANDERLEI et. al 2022). Recentemente, um estudo realizado sobre o processo de regeneração na Caatinga mostrou que não há uma substituição direcional de espécies ao longo do processo de sucessão nessa área (BARROS et al., 2021), não corroborando com a teoria clássica que prevê a chegada de sementes e o recrutamento de plântulas seguido do estabelecimento de adultos de espécies pioneiras e boas colonizadoras que são substituídas por espécies tardias e boas competidoras à medida que a sucessão avança. Os resultados de BARROS et al. (2021) também mostraram que não há diferenças filogenéticas e funcionais entre áreas recentemente abandonadas e áreas de sucessão mais avançadas. Após o abandono da agricultura de corte-e-queima, o processo de regeneração é impulsionado pela rebrota de raízes e tocos remanescentes de espécies arbustivas e arbóreas (BARROS et al., 2021)

COSTA; ARAÚJO (2003) registraram uma baixa densidade de sementes no banco do solo da Caatinga e lançaram a hipótese da existência de uma relação direta entre os totais pluviométricos e a densidade de semente no solo. Em outras palavras, o número de sementes viáveis no banco do solo está relacionado aos totais pluviométricos da área. Na Caatinga, além do total pluviométrico anual ser reduzido, as chuvas são irregularmente distribuídas, influenciando tanto as características dos micro-habitat, como fertilidade do solo e a capacidade de retenção de água quanto os processos ecológicos e fisiológicos mantenedores da dinâmica das populações, como floração/frutificação, dispersão e germinação de sementes (LIMA; RODAL; SILVA, 2008; LIMA; RODAL, 2010).

Baseado no que já foi encontrado a respeito das características das sementes, é possível afirmar que muitas espécies da Caatinga que são produzidas e dispersas na estação seca e

formam bancos de sementes transitórios (MEIADO et al., 2012). Um estudo realizado com espécies frequentemente encontradas na Caatinga demonstrou que estas apresentaram maior percentual de germinação dentro do menor intervalo de tempo, com relação aos exemplos citados para os outros ecossistemas (MEIADO et al., 2012), o que é uma vantagem que permite que as sementes escapem dos predadores e ofereçam maiores chances de sobrevivência para as plântulas.

Numa revisão sobre diásporos da Caatinga, cerca de 200 espécies foram citadas como formadoras de bancos de sementes em solos da Caatinga (MEIADO et al., 2012). No entanto, os resultados desse estudo apontam que são necessárias revisões mais cuidadosas sobre esse padrão, pois apenas nove espécies (0,6% das espécies avaliadas) foram examinadas quanto à viabilidade das sementes (MEIADO et al., 2012). As síndromes anemocóricas são mais comuns na estação seca enquanto a zoocoria, a principal síndrome das áreas de Caatinga (em levantamentos apenas de plantas lenhosas), é mais comum na estação chuvosa (GRIZ; MACHADO, 2001). Visando correlacionar padrões de dispersão à formação de banco de sementes, SANTOS et al. (2001) observaram as espécies autocóricas e zoocóricas apresentaram características relacionadas a formação de banco de sementes permanentes, ao contrário das anemocóricas. De fato, espécies anemocóricas tendem a ser dispersas no fim da estação seca e tendem a permanecer no solo de forma transitória apenas até o início da estação chuvosa.

Os tópicos que compõe esta primeira parte da fundamentação abordam os diversos fatores que influenciam, no processo de regeneração, mas não trataram de efeitos das ações de herbívoros, que são grandes impulsionadores de mudanças nos ecossistemas (GILL, 2006; GOHEEN et al., 2010; CHARLES-DOMINIQUE et al., 2017; FORBES et al., 2019; VILLAR et al., 2020). Como se trata de um aspecto chave na elaboração desta tese, os efeitos de herbívoros (particularmente grandes herbívoros) foram discutidos à parte no tópico a seguir.

## 2.2 EFEITOS DE GRANDES HERBÍVOROS E DA PECUÁRIA EXTENSIVA SOBRE A REGENERAÇÃO

### 2.2.1 Grandes herbívoros

Os efeitos dos grandes herbívoros na regeneração florestal podem ser agrupados em dois tipos principais: (1) efeitos negativos gerados pelo pisoteio e pelo consumo de partes vegetais como, sementes e plântulas que retardam a sucessão florestal ou; (2) efeitos que promovem a

regeneração e, portanto, tendem a avançar na sucessão florestal, como a dispersão de sementes e a redução da competição (GILL, 2006). Existem, no entanto, grandes diferenças entre os locais e os tipos de vegetação, além da densidade de animais na área.

Grandes herbívoros têm uma variedade de comportamentos alimentares que afetam diretamente as comunidades vegetais como o consumo de folhas, flores, frutos, sementes e plântulas. A herbivoria nas árvores reduz as taxas de crescimento e o desenvolvimento subsequente depende da gravidade do dano ou do número de vezes que uma planta é consumida por herbívoros (CRAWLEY, 1989; COOKE; LAKHANI, 1996). Árvores mais jovens ou menores são geralmente mais suscetíveis que árvores mais velhas. Em particular, plântulas muito pequenas constituem o estágio ontogenético mais vulnerável aos danos dos herbívoros, principalmente se os cotilédones forem perdidos antes que a primeira folha se forme (FENNER; HANLEY; LAWRENCE, 1999).

Ao reduzir a densidade de plântulas e as taxas de crescimento, os grandes herbívoros têm o efeito de acelerar o processo de degradação florestal, o que pode ter um efeito marcante na estrutura de idade e tamanho das florestas, reduzindo ou eliminando espécies por muitos anos (GILL, 2006). À medida que a pressão de herbivoria aumenta, ou se a regeneração continuar a falhar, a densidade de árvores mais maduras também será reduzida, e condições de “arbustização” podem então se desenvolver (ROONEY, 2001).

Evidências de exclusões sugerem que a herbivoria seletiva por grandes herbívoros tende a reduzir a diversidade de espécies vegetais, pois algumas espécies são mais exploradas do que outras, bem como diferem em sua capacidade de se recuperar de danos (MILLER; HALPERN, 1998; EVJU et al., 2009; WAN et al., 2015). O resultado é que os recrutadas das espécies mais palatáveis ou sensíveis são esgotados. Especialmente em ambientes expostos ao pastejo, os estudos apontam um efeito negativo na biomassa, abundância de espécies palatáveis, e diversidade taxonômica, funcional e filogenética (HERNÁNDEZ; SILVA-PANDO, 1996; BASHAN; BAR-MASSADA, 2017; MENEZES, 2018)

Por outro lado, grandes herbívoros podem exercer influências positivas no processo de regeneração. O sub-bosque mais aberto criado pela herbivoria pode favorecer o estabelecimento de plantas ao nível do solo (SWANSON et al., 2011), e em alguns casos as plântulas de árvores podem estabelecer-se em números ainda maiores. Isso ocorre quando os herbívoros se alimentam preferencialmente de espécies que são boas competidoras, aumentando a ocorrência

de espécies com menor habilidade competitiva (NISHIZAWA et al., 2016). Assim, o pastejo pode atuar para reduzir a competição e isso promove a diversidade (CARMONA et al., 2012; HANKE et al., 2014). A razão pela qual a diversidade de plântulas é frequentemente reduzida em florestas não é apenas porque as plântulas de muitas espécies de árvores são relativamente palatáveis, mas porque elas estão sujeitas à competição com os adultos (GILL, 2006). Este efeito é, no entanto, pode ser de curta duração, principalmente se as plântulas forem mortas pelos animais ou pela sombra das árvores que já cresceram além do alcance dos herbívoros.

Além de todas essas consequências dos consumos de grandes herbívoros na vegetação discutidos até aqui, esses animais podem afetar a vegetação através do pisoteio. Impactos do pisoteio podem resultar em baixa infiltração de água e alta erosão (TJELELE; WARD; DZIBA, 2015), e, portanto, reduzir o estabelecimento e o recrutamento de plântulas devido à incapacidade das raízes de penetrar no solo, além de propiciar o escoamento de água e a redução da disponibilidade de água para as plântulas (MCNAUGHTON, 1983). Por outro lado, o pisoteio pode aumentar taxa de mineralização de nitrogênio em solo (SCHRAMA et al., 2013), o que reforça a ideia de que os impactos de grandes herbívoros variam em magnitude e direção do efeito dependendo dos contextos de cada sistema.

A nível de ecossistema, grandes herbívoros geralmente causam fortes mudanças na ciclagem de nutrientes. A direção e a magnitude desses efeitos dependem das características do ambiente, do histórico de uso da terra e da intensidade do pastejo (FORBES et al., 2019). Acredita-se que grandes herbívoros aceleraram a ciclagem de nutrientes em ecossistemas altamente produtivos com longas histórias de herbivoria e com intensidades de pastejo baixas a moderadas (MCNAUGHTON; BANYIKWA; MCNAUGHTON, 1997), pois são capazes de deslocar nutrientes das plantas (via consumo das partes vegetativas) para as raízes por meio de suas excretas, aumentando a atividade microbiana do solo e, por sua vez, a mineralização do nitrogênio do solo. Em contraste, grandes herbívoros em sistemas de baixa produtividade desaceleraram a ciclagem de nutrientes (BARDGETT; WARDLE, 2003) por meio de forrageamento seletivo para plantas ricas em nutrientes, que posteriormente desloca comunidades para espécies que se decompõem lentamente. No entanto, essas teorias ainda são bastante contraditórias e há a necessidade de sínteses mais abrangentes sobre o efeito desses animais em diferentes sistemas (FORBES et al., 2019).

## 2.2.2 Pecuária extensiva

Grandes herbívoros forneceram alimentos, fibras, tração e fertilizantes para populações humanas desde os primórdios das civilizações. Nas sociedades pré-industriais, a pecuária cumpriu uma infinidade de funções. Além de servirem como fonte de nutrição na forma de carne e leite, o gado funcionava (e ainda funciona) como uma importante força mecânica servindo de transporte para outras atividades agrícolas (VELDE; BARRÉ, 2009). A transição de um modo de subsistência agrário para um industrial e, especialmente nos últimos anos, com a crescente sedentarização das populações humanas, algumas das muitas espécies de grandes herbívoros potenciais (por exemplo, ovinos *Ovis aries*, caprinos *Capra hircus* e bovinos *Bos taurus* e *B. indicus*,) foram domesticados e criados em larga escala (TELETCHEA, 2019).

Um aspecto importante da pecuária, particularmente espécies de ruminantes (por exemplo, bovinos, caprinos, ovinos, ou seja, animais com estômago de quatro compartimentos que são capazes de digerir material vegetal com alto conteúdo celulósico), é sua capacidade de se alimentar em terras que não são diretamente utilizáveis para cultivo produção devido a restrições ambientais (TELETCHEA, 2019). Consequentemente, a criação extensiva desses animais tem um alto potencial para ampliar a base de recursos da sociedade e está entre as atividades de uso da terra mais difundidas hoje em dia, permitindo o uso de terras antes inacessíveis particularmente em regiões com condições ambientais adversas (KRUSKA et al., 2003). Com o aumento da renda e o crescimento da população, o consumo de produtos de origem animal, principalmente carne, aumentou significativamente. A expansão da pecuária é muitas vezes considerada um dos principais impulsionadores do desmatamento, especialmente na América Latina, com fortes impactos na biodiversidade e no sistema climático global (ERB et al., 2016)

Os efeitos do pastoreio de gado na vegetação e na dinâmica do solo têm sido extensivamente estudados (e.g. METZGER et al., 2005; ALHAMAD, 2006; LOYDI; ZALBA; DISTEL, 2012; LEZAMA et al., 2014; KAPÁS et al., 2020). Alguns estudos mostram uma influência negativa do pastoreio na biomassa, abundância de espécies palatáveis, e diversidade taxonômica, funcional e filogenética (HERNÁNDEZ; SILVA-PANDO, 1996; BASHAN; BAR-MASSADA, 2017; MENEZES, 2018). Por outro lado, também existem estudos demonstrando que comunidades livres dessa pressão são dominadas por espécies competitivamente superiores, levando a uma baixa diversidade de espécies e homogeneização da biota (AUSTRHEIM; ERIKSSON, 2001; ALHAMAD, 2006; NISHIZAWA et al., 2016). Alguns

trabalhos têm demonstrado o efeito negativo ou positivo do pastoreio na diversidade e riqueza de espécies é dependente da intensidade do pastejo (abundância de herbívoros) e da produtividade do ambiente onde ele incide (OLFF; RITCHIE, 1998; FERNÁNDEZ-LUGO et al., 2009, 2013). Em geral, o pastoreio do gado manejado em intensidades leves a moderadas pode ter impactos positivos na vegetação das pastagens em comparação com a exclusão do pastoreio (HOLECHEK et al 2006). Por outro lado, o pastoreio ao ar livre em regiões de floresta seca pode ser desastroso para o recrutamento de plântulas da maioria das espécies e pode potencialmente mudar a composição do banco de sementes do solo em favor de gramíneas e ervas daninhas (KHURANA; SINGH, 2001).

### **2.2.3 Caprinos na Caatinga**

Estima-se que caprinos foram introduzidos na Caatinga no século XVII (ALVES et al., 2016). Assim, desde muito tempo, esses animais garantem a subsistência de habitantes da região, sendo a ausência dessa prática resultante no êxodo dessas populações humanas, como podemos notar num trecho de um clássico da literatura nacional, o livro *Vidas Secas*:

*“Estavam no pátio de uma fazenda sem vida. O curral deserto, o chiqueiro das cabras arruinado e também deserto, a casa do vaqueiro fechada, tudo anunciaava abandono. Certamente o gado se finara e os moradores tinham fugido”.* (RAMOS, 1982)

Caprinos são herbívoros que apresentam alta adaptabilidade ligada a características como baixo peso corporal e baixas taxas metabólicas, o que os torna capazes de reduzir necessidades energéticas em até 65% em resposta à redução na disponibilidade de alimentos e água (SILANIKOVE; GILBOA; NITSAN, 1997). Esses animais tendem a maximizar sua taxa de ingestão em vez de preferências e são considerados folívoros-granívoros generalistas no que se refere às plantas da Caatinga (LEAL; VICENTE; TABARELLI, 2003). Caprinos podem utilizar até 70% das espécies de plantas lenhosas e herbáceas da Caatinga como recurso alimentar (ARAÚJO FILHO; BARBOSA, 1999) e estima-se que o consumo médio de matéria seca de um animal adulto é de 900 g/dia (PEREIRA et al., 1989).

De forma, geral, esses animais possuem habilidades que permitem a maximização do consumo e digestibilidade como capacidade degradante de lignoceluloses e são capazes de neutralizar efeitos negativos na palatabilidade e digestibilidade (SILANIKOVE; GILBOA; NITSAN, 1997). De acordo com JAMELLI; BERNARD; MELO (2021), as plantas lenhosas constituem o grupo mais consumido por caprinos (81%) dividido quase igualmente entre

árvores (40%) e arbustos (41%), enquanto as ervas representam 19% das plantas consumidas. No entanto, a composição botânica da dieta é associada à disponibilidade de recursos que variam durante o ano de acordo com as estações. Na estação chuvosa, esses animais consomem o estrato herbáceo que está abundante (PEREIRA et al., 1989). Na estação seca, quando o estrato herbáceo desaparece, os animais se alimentam de folhas, flores, frutos, sementes, brotos e cascas de árvores e arbustos, obtidas no chão ou até dois metros de altura na vegetação (PEREIRA et al., 1989; SUTHERLAND et al., 2017; SENA et al., 2021).

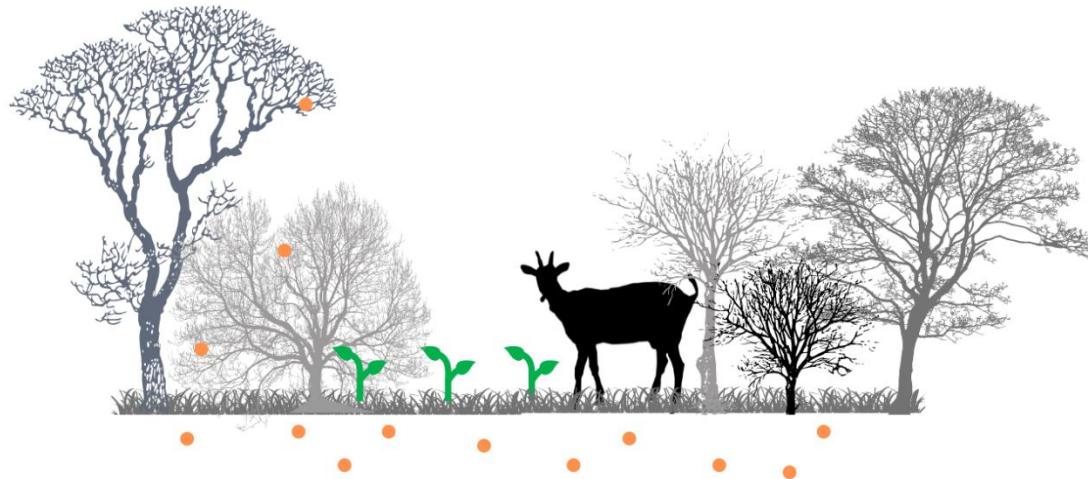
Como consequência dessa habilidade de consumo generalizado, altas densidades de caprinos podem resultar em perda significativa de biomassa e diversidade da vegetação. Na Caatinga, estima-se que caprinos representem 93% dos 9,6 milhões de animais criados no Brasil (IBGE 2016). Com isso, esses animais têm sido relatados como a principal causa de degradação da vegetação, diminuindo a diversidade vegetal, crescimento e distribuição geográfica de diferentes plantas e espécies e até mesmo reduzindo os estoques de nutrientes do solo (SCHULZ et al., 2016, 2019)

Apesar de alguns trabalhos apontarem caprinos como agente de dispersão de sementes (Baraza e Valiente-Banuet, 2008; Baltzinger et al., 2019; Sena e Almeida, 2020), a dispersão é mais pronunciada para espécies exóticas do que para espécies de plantas nativas (SENA et al., 2021). *Prosopis juliflora*, por exemplo, constitui a espécie com maior número de sementes germináveis encontradas nas fezes de caprinos (SENA et al., 2021). No entanto, constitui uma espécie vegetal exótica e invasora, apontada por afetar negativamente a composição e a estrutura do componente arbustivo-arbóreo da Caatinga, aumentando da mortalidade de plântulas entre as espécies de plantas lenhosas nativas (SOUZA NASCIMENTO et al., 2014, 2020) . Caprinos foram identificados como uma das principais ameaças a espécies frutíferas como o umbuzeiro, *Spondia tuberosa*, importante recurso nutricional e fonte alternativa comercial para agricultura familiar na Caatinga. Observou-se para esta espécie uma diminuição da densidade de sementes para um número alarmante: 31 sementes/m<sup>2</sup> em áreas de pastagem por caprinos em contraste com 1.004 sementes/m<sup>2</sup> em áreas sem pastagem (CAVALCANTI; DE RESENDE; BRITO, 2008; MERTENS et al., 2017), havendo também evidência de consumo e pisoteio de plântulas dessa espécie. (CAVALCANTI; DE RESENDE; BRITO, 2008) não encontraram nenhuma plântula de *S. tuberosa* em sítios de Caatinga com evidência de impacto de pastejo de caprinos

Embora diversos estudos como os apontados nos parágrafos anteriores indiquem um efeito negativo de caprinos na vegetação, ainda não há um consenso definido dos efeitos desses animais no processo de regeneração, tais como avaliações mais diretas no banco de sementes e no banco de plântulas através de experimentos de exclusão. Esta tese, portanto, contribui com a geração de conhecimento sobre como caprinos podem alterar a regeneração na Caatinga, os quais são necessários para subsidiar conhecimento acerca da resiliência de florestas secas frente ao pastejo de grandes herbívoros.

### 3 ARTIGO 1

O conteúdo desta seção consiste em um artigo intitulado “Exotic goats do not affect the seed bank but reduce seedling survival in a human-modified landscape of Caatinga dry forest” submetido à revista *Forest Ecology and Management*. A formatação do artigo segue as normas estabelecidas pela revista disponíveis no anexo A deste documento.



**Exotic goats do not affect the seed bank but reduce seedling survival in a human-modified landscape of Caatinga dry forest**

Lays Lins<sup>1</sup>, David Santos<sup>1</sup>, Renato Lira<sup>2</sup>, Fernanda M. P. Oliveira<sup>1</sup>, Rainer Wirth<sup>3</sup>, Tatiane Menezes<sup>1,4</sup> Marcelo Tabarelli<sup>5</sup>, Inara R. Leal<sup>5,\*</sup>

<sup>1</sup>Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, Universidade Federal de Pernambuco, Av. Professor Moraes Rego s/n, Cidade Universitária, CEP: 50670-901, Recife, PE, Brasil

<sup>2</sup>Graduação em Ciências Biológicas, Universidade Federal de Pernambuco, Av. Professor Moraes Rego s/n, Cidade Universitária, CEP: 50670-901, Recife, PE, Brasil

<sup>3</sup>Molecular Botany (Plant Ecology Group), University of Kaiserslautern, PO Box 3049, 67663, Kaiserslautern, Germany

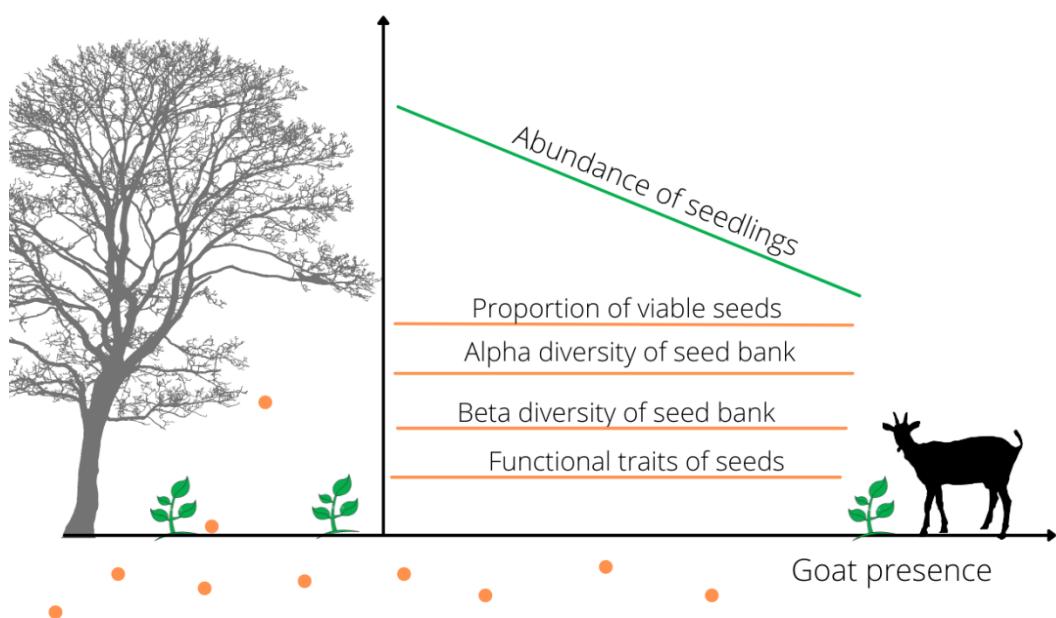
<sup>4</sup> Centro de Ensino Superior do Vale do São Francisco, CESVASF, Brazil

<sup>5</sup>Departamento de Botânica, Universidade Federal de Pernambuco, Recife, 50670-901, Pernambuco, Brazil

\*Correspondence author. E-mail: inara.leal@ufpe.br

**Graphical abstract**

**Exotic goats affect seedling survival but do not change the seed bank in a human-modified landscape of Caatinga dry forest**



## Abstract

Livestock production can deplete plant regeneration and thus drive natural ecosystems towards degradation. This may be particularly the case of tropical dry forests, which support extensive livestock herds feeding on native vegetation, but this possibility has been rarely experimentally addressed. Here we examine how livestock browsing and trampling by exotic goats impacts seed bank and seedling survivorship of woody plant species in a Caatinga dry forest by performing a 4-year exclosure experiment. Soil seed bank and 3-mo-transplanted seedlings from four woody plant species were monitored for a year across 14 and 10 paired plots (free goat-access vs. exclosure plots) respectively. Regardless of treatment, the soil seed bank was of low density (14 seeds/m<sup>2</sup> on average) and taxonomically impoverished (24 species in total). Small to intermediate-sized seeds from dry fruits (75%) and abiotically dispersed species (65%) prevailed. The most common attractive structure was an elaiosome (33%), but pulp (14%) and aril (9.5%) were also recorded. 60% of the species presented some type of dormancy and 32% presented a pleurogram. 57% of the seeds were classified as forming a transient seed bank, while seasonally transient seeds accounted for 43% of the total seed bank. Seed bank attributes were not affected by goats, including proportion of viable seeds ( $25.85 \pm 0.2$  in exclosure plots vs  $31.45 \pm 0.2$  in free-access plots) and diversity. However, seedling survival one year after transplantation was higher for the plant species in the exclosure plots (68.4%) as compared to the free-access plots (39%) total. Although there were no significant differences in the seed bank, our results suggest that free-ranging goats in densities typical of the Caatinga region can impose elevated seedling mortality on the dominant woody dry forest species even considering a short period of time.

**Keywords:** herbivory, regeneration, grazing, alpha diversity, beta diversity, exclosure experiments.

## 1. Introduction

Livestock production is one of the most extensive land uses across tropical regions, where they represent a key asset but also a means of subsistence for rural traditional populations (Eldridge et al., 2016; Erb et al., 2016). We refer to billions of animals feeding on planted pastures but also on native vegetation from grasslands to forests (Kruska et al., 2003; Ripple et al., 2014). Livestock production and the high demand for pastureland remains one of the main causes of tropical deforestation, while livestock browsing can negatively affect ecological organization including individual, population, community, and ecosystem levels (Eldridge et al., 2016; Lorent et al., 2009; Merdas et al., 2021) in addition to acting as an evolutionary force (Diamond, 2002). Perhaps one the most pervasive effects posed by livestock browsing and trampling refers to seed production and seed/seedling mortality as it can cause plant population decline/local extirpation, but also reduce vegetation ability to regenerate (i.e., reduced resilience) with the expected cascades on biodiversity persistence and the provision of ecosystems services (Bestelmeyer et al., 2015; Lorent et al., 2009).

In fact, livestock browsers can deplete the performance of forest regeneration mechanisms (seed bank, seedlings and resprouts) but also the taxonomic and functional composition of woody species seedling assemblages through a myriad of processes. Browsing affects seed bank attributes directly and indirectly by reducing flower/fruit production (Kratochwil et al., 2002) but also by causing seed mortality via trampling and fruit/seed consumption as in the case of goats (Bonfil, 1998; Grande et al., 2013; Smit et al., 2006). Seedlings can be consumed or die due to physical damage imposed by trampling (Abraham et al., 2018; Laskurain et al., 2013). Selective browsing by livestock not only disfavors palatable species but also promotes the establishment and proliferation of browsing-resistant species (Olff & Ritchie, 1998; Socolar et al., 2016). Collectively, these processes can drive the assembly and the dynamics of regenerating plant assemblages and the attributes of forest regeneration from regrowth (i.e., forest resilience) to the functional profile of adult plant assemblages and patterns of species diversity (Hanke et al., 2014; Metzger et al., 2005).

Livestock effects have been reported to be more intense in low-productivity environments (Lezama et al., 2014). This may be particularly the case for tropical dry forests with extensive free-ranging livestock herds, in most cases exotic animals such as cattle and goats (Erb et al., 2016). Most of the tropical dry forests in fact support forest-dependent rural livelihood depending on a set of land-use-related disturbances including slash-and-burn

agriculture, extensive livestock production, and exploitation of forest resources (Lorent et al. 2009, Práválie, 2016). For many of the dry forest biotas (such as those in neotropics), this complex of disturbances emerged as Europeans arrived in the 16<sup>th</sup> century, while in the paleotropics dry forests have been exploited by human populations since prehistoric times (Alves et al., 2016). In both ecological scenarios, however, these disturbances have been associated with forest degradation (sensu Ghazoul et al. 2015), although the relative contribution of drivers remains poorly investigated, such as the impact by exotic goats.

The Caatinga dry forest in northeast Brazil is one of the largest and species-richest blocks of dry forest globally (Silva et al., 2017). Since the European arrival in the 16<sup>th</sup> century, it has been converted into successional mosaics consisting of crops fields, pastures, regenerating and old-growth forest stands (Barros et al., 2021; Souza et al., 2019). These forests remain exposed to the collection of forest products and extensive livestock utilizes the native vegetation (Ribeiro et al., 2015; Sfair et al., 2018). More precisely, the total herd size reaches up to 9 million goats at regional level and with a stock rate higher than one animal per ha (IBGE, 2017). Anecdotal information describes goats in the Caatinga as generalist herbivores consuming a wide range of plant parts, such as fruits, seeds, bark, litter, palatable leaves (e.g., Leguminosae species), but also small quantities of unpalatable/poisonous leaves (e.g., *Cenostigma pyramidale*), particularly in dry season (Leal et al., 2003; Fabricante et al., 2017). Moreover, goats were observed to concentrate their foraging effort in old fields and regenerating forest stands (Jamelli et al., 2021) with negative effects on the diversity and above-ground biomass of herb and woody communities (Menezes et al., 2021; Schulz et al., 2018, 2019). This is probably the ecological scenario of most dry forests globally, including higher levels of aridity due to climate change, which is expected to increase dry forest vulnerability to local disturbances such as overgrazing and collection of forest products due to reduced ecosystem productivity (Tabarelli et al., 2017). Thereby, the Caatinga dry forest represents an interesting opportunity to examine how free-ranging goats can affect forest regeneration and resilience via trampling and herbivory and somehow contribute to the emerging phenomenon of forest degradation globally.

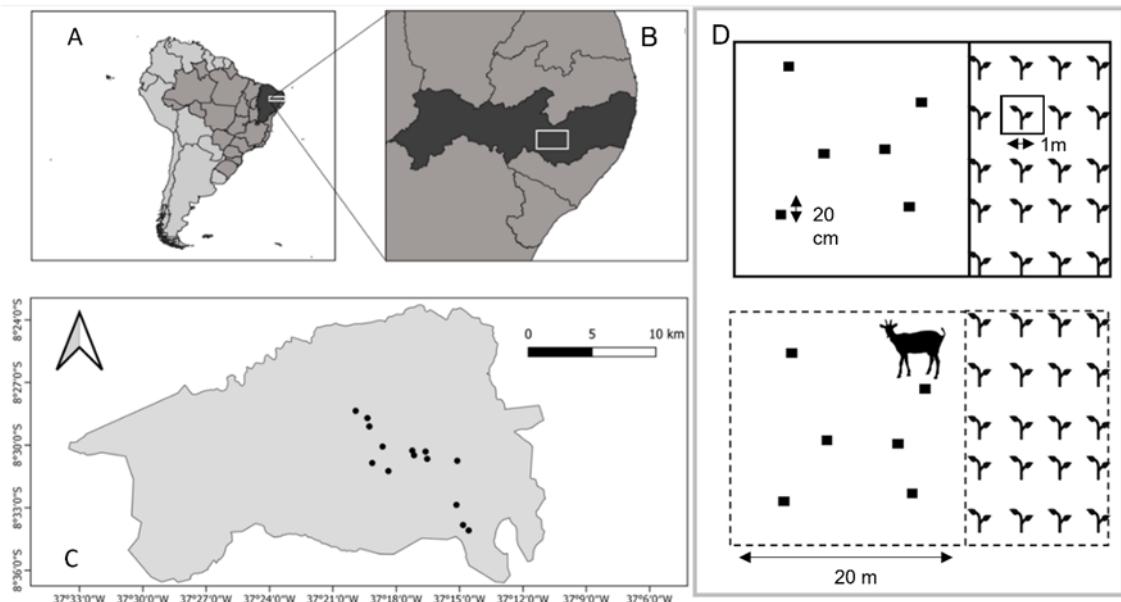
In this study, we examine the impact of free-ranging goats on the seed bank and seedlings of woody plant species in a human-modified landscape of the Caatinga dry forest. Our study approach was to assess seed bank density, richness and taxonomic and functional composition and monitor the survival of four transplanted woody seedling species for a year in a goat-exclosure experiment set up across independent farms raising free-ranging goats. We

expected goats to reduce viable seed availability and alter the taxonomic and functional profile of seed bank assemblages via trampling, differential herbivory, or even selective consumption of preferred fruits or seeds such as those offering fleshy parts. Likewise, seedling survival will be drastically reduced by goat browsing and trampling. The uncovered patterns are discussed considering the current degradation trajectory experienced by dry forests.

## 2. Methods

### 2.1 Study area

This study took place at Catimbau National Park ( $8^{\circ}24'00''$  and  $8^{\circ}36'35''$  S;  $37^{\circ}00'30''$  and  $37^{\circ}10'40''$  W), a protected area of  $607 \text{ km}^2$  located in Pernambuco state, Northeast Brazil (Fig. 1A-C). The climate is semiarid with a dry season lasting for around eight months, and a wet season between March and June (Rito, Arroyo-Rodríguez, et al., 2017). The mean temperature is  $23^{\circ}\text{C}$  and annual rainfall varies from 480-1100 mm with a strong Spatio-temporal irregularity (Silva et al., 2017). Deep sandy soils are predominant in the National Park (quartzite sands, 70% of the area), but planosols and lithosols are also present (Rito, Tabarelli, et al., 2017). The vegetation is a mosaic of different physiognomies (from open areas dominated by a mix of shrub and forb species to close areas dominated by low-statured dry forest) and conservation states (Rito, Tabarelli, et al., 2017). Although the Park was created in 2002, it has never been fully implemented and people continue living in a few small, scattered villages, following their traditional livelihood activities within the area. This includes extensive pastoralism of goats which is part of the economic activities of virtually every household in the region for more than 100 years (Albuquerque et al., 2017, Menezes et al., 2021). It is estimated that ca. 1000 families use the forest for free-range herding of goats and each household raises 8-70 animals (Menezes et al., 2021).



**Figure 1.** Study landscape and experimental design. Maps indicate the location of the study region in the Brazilian Caatinga (A), the Catimbau National Park (rectangle) of 62,3 km<sup>2</sup> embedded in the Caatinga domains (B), and all fourteen experimental blocks within the Catimbau National Park (C). The schematic drawing (D) illustrates the detailed experimental design with an example of an experimental block showing the side-by-side arrangement of exclosure and free-access plots (non-fenced), in both of which six random sub-plots were used to sample the seed bank and the seedling addition experiment with seedlings 1 m apart from each other.

## 2.2 Experimental design

In 2014, a long-term experimental goat enclosure was installed in the Park with 14 paired blocks, each composed of two 20-m × 20-m (400-m<sup>2</sup>) plots side-by-side, where one plot was open to goat activities (hereafter ‘free-access plots’) and the other one was fenced against goats (hereafter ‘exclosure plots’) (Fig.1D, Fig.2A-C) (Menezes et al., 2021). Each paired block was established in a different farm with its own goat herd, but in areas with the same soil type (sandy and poorly fertile soils), relief (flat areas), (Menezes et al., 2021) and vegetation (shrub-bush) with similar plant composition to control effects other than goats on plant communities (Supplementary Material A). The density of goats in the study area ranged from 0.2 goats/ha to 2.21 goats/ha. These densities fluctuate due to natural mortality and commercial slaughter cycles (Menezes et al., 2021). This study is part of a major initiative developed at Catimbau National Park aiming to understand how anthropogenic disturbances and climate change affect the Brazilian Caatinga dry forest biota - PELD-PRONEX Catimbau ([www.peldcatimbau.org.br](http://www.peldcatimbau.org.br)).

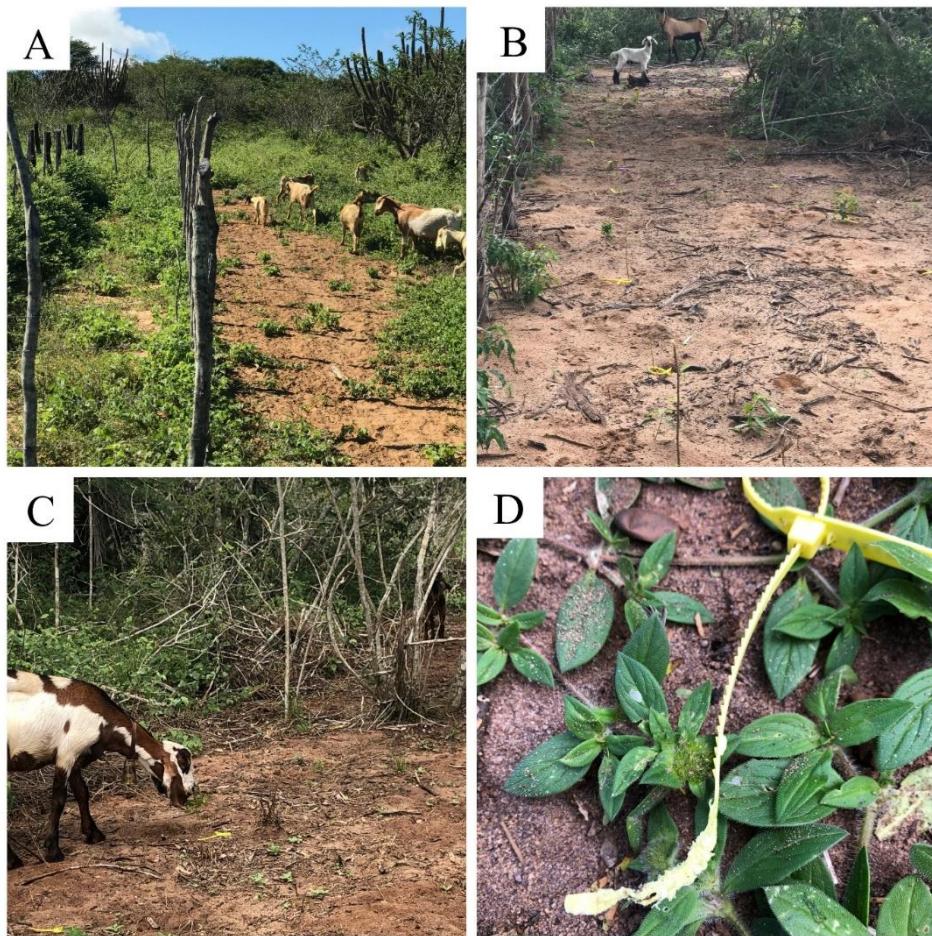


Figure 2. Photo panel illustrating the goat exclusion experiment with free-access and fenced enclosure plots set side by side (A and B). Evidence for goat-induced seedling mortality was provided by goat footprints and/or droppings (panel B), observations of goat browsing on seedlings (C) and plastic tags showing typical goat chewing marks (D).

### 2.2.1 Seed bank

We surveyed all seeds buried in the soil and those on the soil surface in six subplots of 20 cm × 20 cm in each plot of the paired blocks totaling 168 subplots, 84 in the enclosure and 84 in the free-access plots (Fig. 1D). In each subplot, the first 5 cm of topsoil was sampled (Santos et al., 2016). Soil samples were screened through sieves under a stereomicroscope to separate soil from morphologically intact seeds. The intact seeds were identified to genus or species level with the aid of specialized literature (e.g., Maia, 2004; Urquiza et al., 2019), consultation with specialists, or by comparison with samples deposited in the herbarium Geraldo Mariz (UFP herbarium) according to APG IV (2016). Following the definition of a seed bank as the reserve of viable seeds buried in the soil (Garwood, 1989), we evaluated the viability of the collected seeds using the tetrazolium test based on the procedure adopted by Dantas et al. (2015). The seeds were immersed in a 1% aqueous solution of triphenyl

tetrazolium chloride (TTC) in double-distilled water in Petri dishes, which were covered with aluminum foil and incubated at 35°C temperature in dark for 4 hours. Then we washed the seeds with running water and bisected longitudinally to observe the color of the embryo. A reddish color indicates the presence of living tissue (França-Neto & Krzyzanowski, 2019), while milky-white color means dead tissue. Thus, we considered the presence of living tissue in the embryo as a signal of seed viability. Both procedures seed collection and viability evaluation were repeated every three months in six different, randomly established, subplots per plot from January to December 2019, thus completing a whole year of seed bank monitoring.

For all seeds collected in the soil we characterized the following functional traits: type of fruit (dry and fleshy), dispersal mode (autochoric, anemochoric, and zoochoric), type of attractive structure (pulp, elaiosome, aril or none), size (small <0-0,6 cm, medium 0,6-1,5 cm and large > 1,5 cm), dormancy (with or without), presence of pleurogram (with or without) and persistence (transient, persistent, seasonal transient or pseudo-persistent (Garwood, 1989; Meiado et al., 2012; Urquiza et al., 2019). Fruit type, dispersal mode, and type of attractive structure tend to be related with the distance a seed is likely to reach, with seeds dispersed by wind, or by highly mobile animals, being more likely to reach longer distances (Hughes et al., 1994). Seed size is strongly correlated with the probability of a seed becoming buried and incorporated into a persistent seed bank (Thompson, 2009). The presence of a pleurogram is associated with the regulation of water absorption and dormancy break and, thus, seed persistence in the soil (Melo-Pinna et al., 1999; Rodrigues-Junior et al., 2021). Although dormancy is related to the persistence of seeds in the soil (Garwood, 1989), other factors, such as soil conditions and environmental changes can trigger germination, and predation by pathogens and animals may cause reduced longevity. Thus, dormancy is neither a necessary nor a sufficient condition for the accumulation of a persistent seed bank (Thompson et al., 2003). Seed size was taken from field measurements in the study area obtained by averaging 15 seeds per species. Information on the fruit type, dispersal mode, type of attractive structure, dormancy, presence of pleurogram and persistence were taken from the literature (e.g., Garwood, 1989; Meiado et al., 2012; Urquiza et al., 2019).

### 2.2.2 Seedling survival

We selected seeds of four abundant Caatinga woody species widely used by goats in the study area for seedling production: *Cenostigma pyramidale* Tul., *Piptadenia stipulacea* Benth, *Pityrocarpa moniliformis* Benth and, *Senegalia bahiensis* Benth, all from the

Leguminosae family. After being cultivated for three months in a greenhouse, 200 seedlings per species were transplanted to 10 pairs of enclosure and free-access plots (i.e., 10 seedlings per species per plot). Seedlings were planted 1 m apart from each other and received an individual plastic tag (Fig. 1D). We monitored the survival of these seedlings in 3-month intervals for one year from March 2020 to February 2021. Seedling mortality was assigned to goats when a seedling was (1) observed to be browsed or trampled by goats (Fig. 2C), (2) missing and goats could be identified as the culprit because the attached plastic tag showed typical goat chewing marks or was surrounded by goat footprints and/or droppings (Fig. 2D), and (3) missing without any clear cause other than goats (e.g. typical traces of leaf-cutting ants, such as leaf fragments left behind). Although we cannot guarantee that all dead/missing seedlings were damaged/removed by goats, paired enclosure experiments were exposed to the same abiotic and biotic conditions except goat presence. Additionally, the Catimbau National Park is depleted of other vertebrate browsers able to remove entire seedlings without a trace (Alves et al., 2020).

We computed survival on each plot k, at date j as:

$$\text{Survival } jk = \frac{n \text{ seedlings } (j, k)}{n \text{ seedlings } (\text{Start}, k)} \times 100$$

Where n seedlings (j,k) is the number of seedlings in plot k on date j and n seedlings (Start , k) is the number of seedlings at the start of the experiment in that plot.

### *2.3 Data analyses*

Because we had data on both total seed number and number of viable seeds in the soil, we evaluated the effect of goats on the proportion of viable seeds related to the total seed pool in the soil by applying generalized linear mixed models (GLMMs) (Bates et al., 2014; Zuur et al., 2009) using a Binomial error distribution. We used the variable ‘treatment’ (enclosure vs. free access) as the main effect. As previously established in the literature, seed deposition can change according to time (Ceccon et al., 2006; Meiado et al., 2012). Therefore, ‘time’ was also considered as a covariate in our model selection. Because our experimental design included plots and different species that have different amounts of propagules produced, we used ‘plot pair’ and ‘species’ as random effects. We selected the best model applying the “dredge” function in MuMIn package to select the best-fixed structure according to AICc (Barton, 2013). Only models with delta AICc < 2 were selected as plausible explanations for the observed patterns. Finally, we used the Akaike weight of evidence (wAIC) to obtain the relative importance of the different models (Burnham & Anderson, 2002).

The alpha diversity was investigated using Hill Numbers ( $^qD$ ) (Chao et al., 2014). The  $q$ -metric of Hill index reflects the sensitivity of the index to relative abundances of species; here the following  $q$  values were used:  $q = 0$  corresponds to species richness (incidence-based diversity);  $q = 1$  is equivalent to the exponential of Shannon's entropy index (abundance-based diversity in which great weight is given to common species);  $q = 2$  is the equivalent of the inverse of Simpson's concentration index (abundance-based diversity in which great weight is given to dominant species) (Chao et al., 2014). We tested if the alpha diversity indices differed between paired exclosure and free-access plots and in time by using repeated measure analyses through GLMMs. Thus, we used as a main effect 'treatment' (exclosure vs. free access) and 'time' as a covariate in our model selection. We used 'plot pair' as random effects.

Regarding taxonomic and functional composition of the seed assemblages, we first tested whether goats cause homogeneity in the seed bank by using the average dissimilarity from individual observation units to their group centroid in multivariate space (Anderson et al., 2006). We used the Bray-Curtis dissimilarity index to quantify species turnover differences between two treatments (Anderson et al., 2006). The distance of beta diversity values about their respective centroids indicates homogeneity and describes how communities of a given treatment differ from each other. We tested for significant differences in community dispersion around centroids for each treatment using the function "betadisper" in the R package "vegan". We also tested for differences in the functional traits of seeds (i.e., type of fruit, dispersal mode, type of attractive structure, size, dormancy, presence of pleurogram and persistence) in exclosure and free-access plots. For this, we used chi-square tests to examine the frequency of seeds within each functional trait (i.e., weighting species abundance in each trait) in exclosure vs. free-access plots (Following Peco et al., 2005).

To test the effect of goats on the survival of seedlings, we used a GLMM with a binomial error distribution. The variables 'treatment' (exclosure vs. free access) was used as the main effect and 'plot pair' was defined as a random effect. 'Time' was also considered as a covariate in our model selection. All analyses were performed in R software.

### **3. Results**

#### *3.1 Seed bank*

A total of 1828 seeds (68 seeds per m<sup>2</sup>) from 41 species were recorded across enclosure and free-access plots (Supplementary Material B). The most abundant species were *Pityrocarpa moniliformis* and species of the genus *Croton* (*Croton blanchetianus*, *Croton heliotropifolius* and, *Croton argyrophyilloides*) (Fig. 3A). Considering all seeds found, most species were classified as dry fruits (75%) while fleshy fruits accounted for one-quarter of all species (25%). Regarding the dispersal mode, autochory was the most common (60%), followed by zochory (35%) and anemochory (5%). Seed size varied between small (51%) and medium (49%) and the most common attractive structure was an elaiosome (33%), but pulp (14%) and aril (9.5%) were also recorded. Sixty percent of the seeds had some type of dormancy, while 32% presented pleurogram. Finally, 57% of the seeds were classified as forming a transient seed bank, while seasonally transient seeds accounted for 43% of the total seed bank (Supplementary Material C).

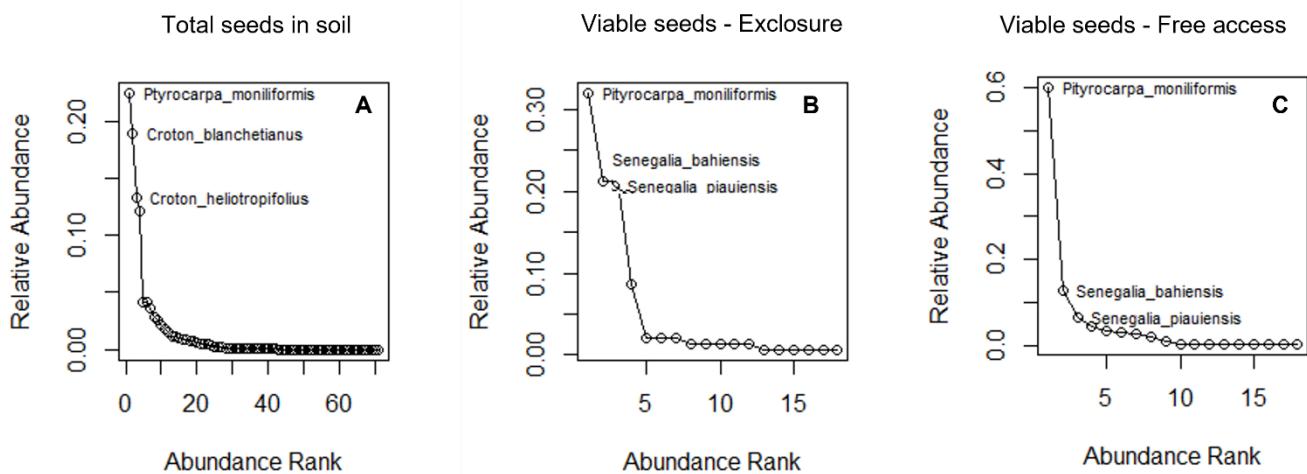


Figure 3. Species-rank abundance distribution for the total seeds sampled across 28 plots (A), viable seeds sampled across 14 paired free-access (B), and enclosure (C) plots of a Caatinga dry forest in the Catimbau National Park, Northeast Brazil. Only the four top-ranked species are indicated; all others can be found in Supplementary Material A.

Of the total number of seeds collected, only 377 (21%) from 24 species (58%) were considered viable, thus building up the seed bank. The overall density of the seed bank averaged 14 seeds/m<sup>2</sup> across all plots. A total of 227 viable seeds were recorded in free-access plots compared to 150 viable seeds in the enclosure plots (Supplementary Material B). In both treatments, the seed bank was dominated by a few species, which occurred at high densities, such as *Pityrocarpa moniliformis*, *Senegalia bahiensis*, and *Senegalia piauiensis* (Fig. 3B and 3C). These three species contributed 77.4% of all viable seeds (see Supplementary Material B). The proportion of viable seeds was 25.85% in the enclosure plots and 31.49% in the free-

access plots, a non-significant difference (Table 1, Fig. 4A). The average total species richness ( $^0D$ ) of seeds was 1.08 ( $\pm 1.0$ ) in the exclosure and 1.21 ( $\pm 1.09$ ) in plots where goats had free access. Average species richness of common ( $^1D$ ) and dominant ( $^2D$ ) seed species followed the same pattern: 0.99 ( $\pm 0.93$ ) and 0.94 ( $\pm 0.87$ ) in exclosure plots and 1.08 ( $\pm 0.97$ ) and 1.02 ( $\pm 0.80$ ) in free-access plots, respectively. According to the small differences, our models revealed that the goats did not affect alpha diversity (Table 1, Fig 4B, C and D). We also did not observe changes in the proportion of viable seeds depending on the month of collection (See Supplementary Material D). The average distance of values of beta diversity of each treatment to their centroids was similar in exclosure (0.59) and free-access plots (0.58) and the beta diversity among free-access plots did not differ significantly ( $p=0.8$ ) (Fig.5). Contrary to what we expected, we did not observe an association between the frequency of traits and goat presence, indicating that there are no goat-induced changes in the predominance of a range of seed functional traits (Table 2).

Metric	Best predictor variable	wAICc	Est	SE	P
Proportion of viable seeds	Treatment	0.56	0.04	0.21	0.22
$^0D$	Treatment	0.52	0.11	0.18	0.52
$^1D$	Treatment	0.53	0.08	0.16	0.61
$^2D$	Treatment	0.53	0.07	0.15	0.63
Seedling survival	Treatment + Time	1	2.3-0.61	0.16-0.18	<b>&gt;0.01</b>

Table 1. Results of GLMM analysis with AICc model selection testing the effects of goats on the proportion of viable seeds, different measures of alpha diversity ( $^0D$ ,  $^1D$  and  $^2D$ ) of seed bank and seedling survival sampled across 14 paired free-access and exclosure plots of a Caatinga dry forest in the Catimbau National Park, Northeast Brazil. Treatment corresponds to exclosure x free access. Time corresponds to the month of survey from January to December 2019. Only models with delta AICc < 2 were selected as plausible explanations for the observed patterns (see Supplementary Material C for full model selection). wAICc gives an estimate of the probability of that given model to be the best choice under the AICc criteria. “+” indicates that the following presented variable is co-varying to explain the changes on the metric in the corresponding model.

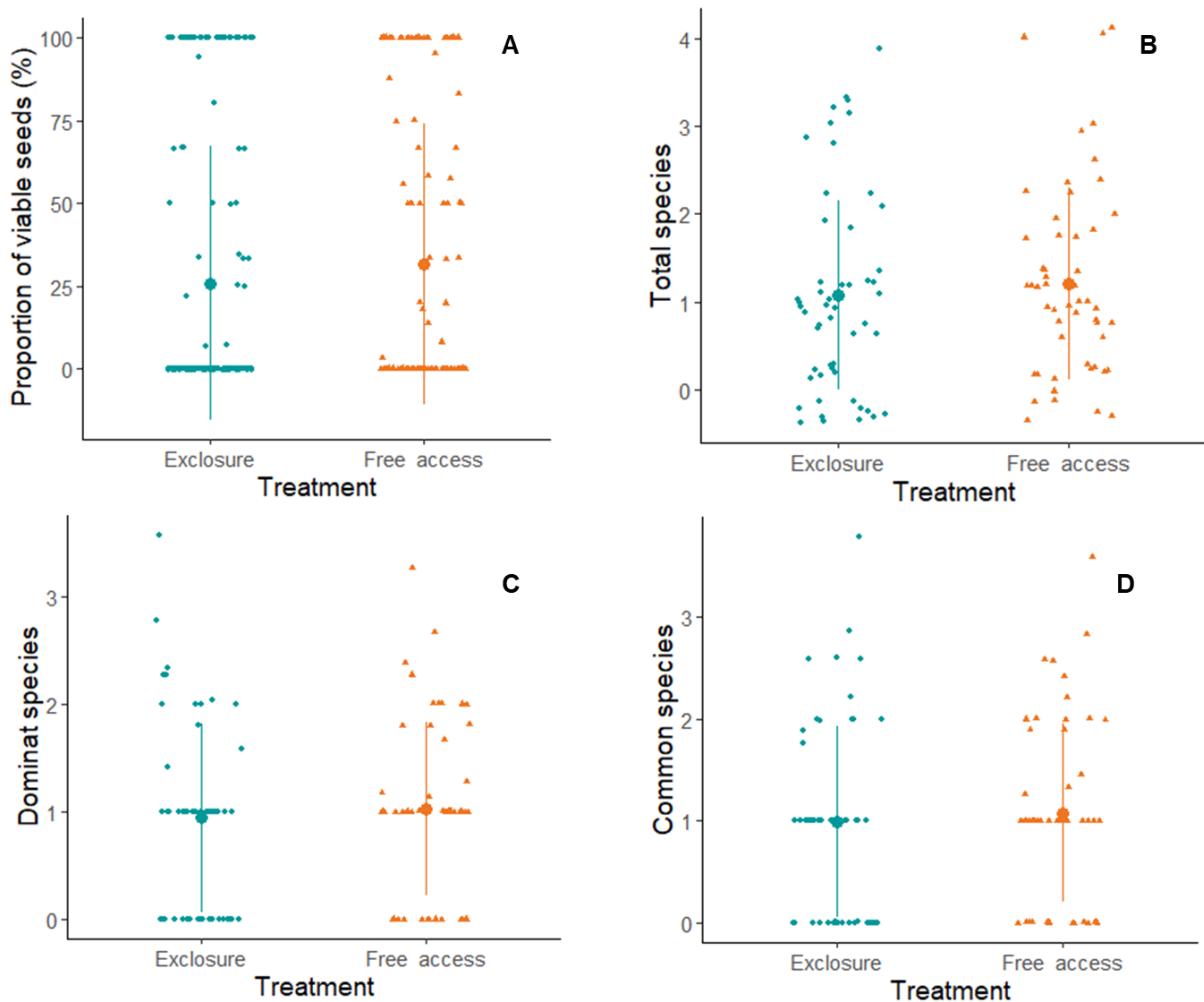


Figure 4. Effects of goats on the proportion of viable seeds (A), different measures of alpha diversity (B, C and D) sampled across 14 paired free-access and exclosure plots of a Caatinga dry forest in the Catimbau National Park, Northeast Brazil. The biggest dots represent treatment medians. Each dot represents a sample.

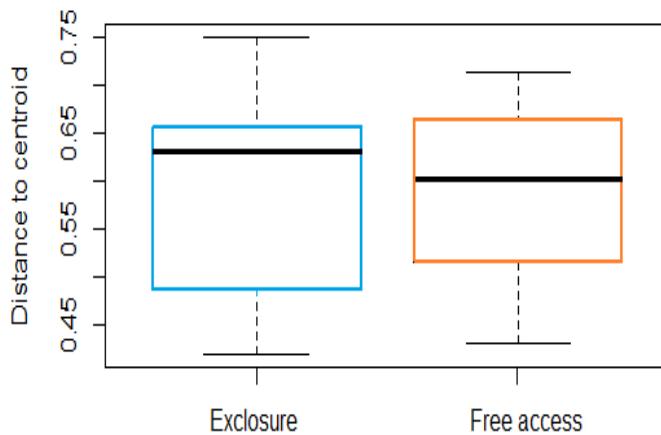


Figure 5. Boxplot showing the effects of goats on beta diversity. Beta diversity is measured as the distance-to-centroid in a multidimensional space (Anderson et al., 2006). Dark horizontal lines show the median, with the upper and lower boxes the 25th and 75th percentiles, respectively. The dashed lines indicate either 1.5 times the interquartile range or the maximum and minimum values.

Seed functional trait	Chi-square	df	p value
Fruit type	0.00	1	0.98
Dispersal mode	1.07	2	0.58
Type of attractive structure	3.02	3	0.38
Seed size	0.90	1	0.34
Dormancy	0.36	1	0.54
Presence of pleurogram	0.00	1	0.97
Persistence	0.30	1	0.57

Table 2. Results of chi-square tests on the frequency of seed functional traits of viable seeds sampled across 14 paired free-access and exclosure plots of a Caatinga dry forest in the Catimbau National Park, Northeast Brazil.

### 3.2 Seedling survival

After one year of seedling addition, overall seedling survival was 53.8%. Regarding treatments, 68.4% were alive after one year of transplanting in exclosure plots, while 39.6%, were in free-access plots. Seedling survival was negatively affected by goats and time (Table 1, Fig. 6). Seedling survival varied among species. The lowest survival was observed in *Pityrocarpa moniliformis* with 28% in areas of free access and 60% in areas of the exclosure. *Cenostigma pyramidale* and *Piptadenia stipulacea* had higher percentages of survival in the areas of exclosure (81 and 79%, respectively), while 46 and 42% of their seedlings survived

in the areas of free access. *Senegalia bahiensis* had a survival rate of 53% in exclosure and 40% in free-access plots.

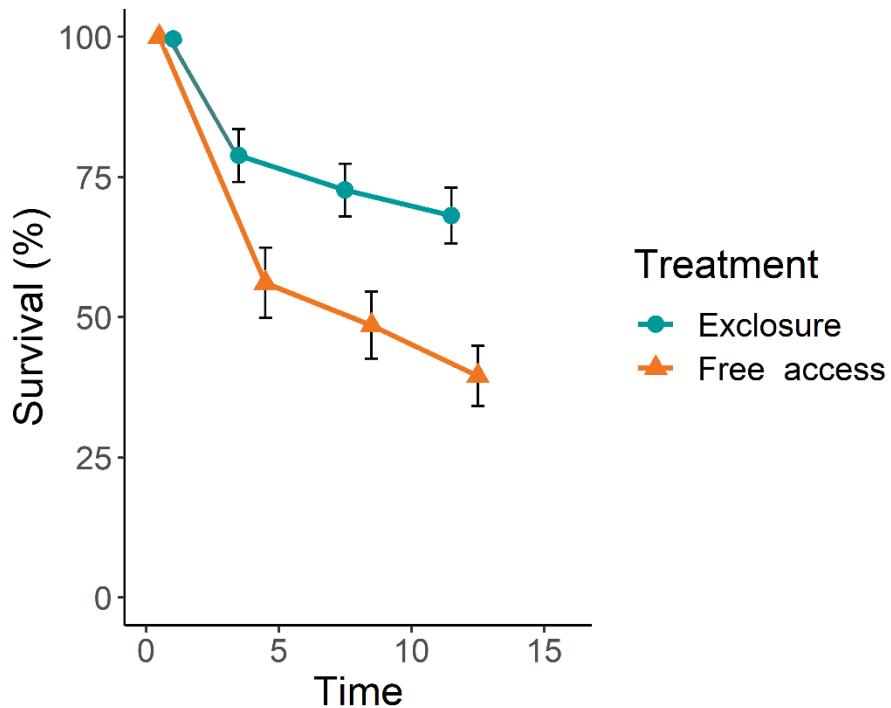


Figure 6. Seedling survival over a 1-year period (in four surveys from March 2020 to February 2021) across 20 paired plots, 10 with goat exclosure and 10 with free goat access in the Caatinga dry forest, Catimbau National Park, Northeast Brazil. Error bars reflect standard deviation around the mean.

#### 4. Discussion

Our results suggest that human-modified landscapes of the Caatinga dry forest naturally support a low-density and taxonomically impoverished seed bank, with relatively few viable seeds and dominated by a small team of small abiotically-dispersed seeds, i.e., a biased subset from the regional flora. Precisely, the seed bank lacks medium-to-large seeds associated with fleshy tissues, which should be either consumed or damaged by goat trampling such as those from *Pouteria* sp., *Hymenaea courbaril*, *Ziziphus joazeiro*, *Spondias tuberosa*, *Syagrus coronata*; all of them still present in our focal region. In this context, free-ranging goats do not affect any seed bank attribute at the community level, from density to functional composition. However, goats substantially reduce seedling survival even considering a single year of seedling exposition. Goat effects include the dominant species in the seed bank, which may indicate a direct impact of these animals on forest regeneration by

directly reducing the seedling abundance and species richness. Although we did not monitor every single seedling to guarantee that all seedling mortalities were caused by goats, there is no reason to believe that cross-habitat differences on seedling mortality resulted from other undocumented mechanisms operating across 14 spatially independent farms (14 different goat herds). We did not identify any significant sign related to other herbivores such leaf-cutting ants and grasshoppers.

Our results support the idea that tropical dry forests frequently exhibit a low number of seeds (i.e. 5–164 seeds m<sup>2</sup>; Khurana and Singh, 2001; Skoglund, 1992) and seedlings from woody plant species (<0.05 seedlings/m<sup>2</sup>; Vanderlei et al. 2022) in response to the harsh conditions imposed to seed production, seed dispersal and persistence on the ground as well as to seed germination and seedling survival, particularly water stress (Ceccon et al., 2006; Cueva-Ortiz et al., 2020; Vieira and Scariot, 2006). Regardless of the seed abundance and diversity, livestock browsers have been reported to negatively impact the seed bank (Erfanzadeh et al., 2016; O'connor & Pickett, 1992; Sanou et al., 2018), e.g., a 32% decrease in Sternberg et al. (2003), by consuming the reproductive culms of plants (Gill, 2006; Tessema et al., 2012). On the other hand, grazing has been reported to significantly increase the richness and diversity of the soil seed bank by increasing the richness and diversity of the aboveground vegetation (Hu et al., 2019). In contrast, we had no evidence of such effects, although in the Caatinga dry forest goats have been observed not only to consume fleshy fruits deposited on the ground but also to cause population declines in fleshy fruit-bearing species. For example, goats have been proposed to cause the collapse of *Spondias tuberosa* population via intense fruit consumption, from 1004 seeds/m<sup>2</sup> in non-grazed areas to 31 seeds/m<sup>2</sup> in grazed areas (Cavalcanti et al., 2008; Mertens et al., 2017). Moreover, goats are probably the most important seed dispersers (by regurgitating intact seeds) of the *Syagrus coronata* palm species across regenerating forest stands and old fields in our focal landscape (Gonçalves et al., 2020). Although goats are pointed out as a seed dispersal agent (Baraza & Valiente-Banuet, 2008; Sena et al., 2021), this effect is more pronounced for exotic than for native plant species (Sena et al., 2021). *Prosopis juliflora*, for example, is the species with the highest number of germinated seeds found in goat feces (Sena et al., 2021). However, it is an exotic and invasive plant species that affects the composition and structure of the shrub-tree component of the Caatinga, increasing seedling mortality among native woody plant species (Souza Nascimento et al., 2020, 2014).

What would then explain our uncovered patterns related to the seed bank? We enumerate at least three processes. First, most of the recorded seeds are either (1) too small or not attached to fleshy tissues and thus not attractive to goats or (2) too small to be damaged by trampling in the soft sandy soil of our focal landscape. Such a low vulnerability is also true for those abundant seeds from the Leguminosae family that have hard coats. Second, a reasonable proportion of the seeds in addition to being small are secondarily dispersed and concentrated in ant nests, i.e., myrmecochorous species such as those from the genus *Croton* and the genus *Cnidosculus* (Leal et al., 2007, 2017). Finally, most of the seeds in the bank are not viable or shall exhibit rapid germination as indicated by the presence of a pleurogram; a structure associated with rapid seed imbibition (Melo-Pinna et al., 1999). In other words, our focal soil seed bank is poor in seeds that are somehow vulnerable either to damage by trampling or to fruit/seed consumption such as those from species with large fleshy fruits (Leal et al., 2003; Santos et al., 2008). In fact, goats are already operating across vegetation mosaics including old fields and regenerating stands (Jamelli et al., 2021), in which woody plant assemblages are already dominated by disturbance-adapted species (Rito, Tabarelli, et al., 2017; Sfair et al., 2018).

On the other hand, goats have an effective impact on the seedling fate in the Caatinga dry forest, even considering a short period of seedling exposition. As already observed, seedling mortality result from intense browsing, although physical damage imposed by large herbivore trampling has been documented (Barton & Hanley, 2013; Gill, 2006; Laskurain et al., 2013). In addition to browsing seedlings, some plastic tags were also chewed by goats (see Fig.2), as well as those paper bags we have used to stores seeds in our focal landscape. This confirms both scientific and anecdotal reports describing goats in the Caatinga dry forest as generalist browsers that consume all plant-related items, including bark, litters, and small amounts of unpalatable plants such as Malvaceae species (Menezes et al., 2021) and *Cenostigma pyramidale* (Fabricante et al., 2017). Thereby, it is not surprising that goats consume entire seedlings from *P. monilifomis* in our experiment, a very palatable species according to local farmers, and one of the dominant species in the adult tree assemblages across both regenerating and old-growth forest stands in our focal landscape (Souza et al., 2019).

Goat-driven seedling mortality is consistent with previous findings in our focal landscape as follows: (1) negative impact on the diversity of herb assemblages, (2) reduced abundance of woody species seedlings; i.e. < 0.05 seedlings/m<sup>2</sup>, (3) negative responses from

woody plants to chronic disturbances including livestock pressure at population and community levels, (4) forest regeneration depending on a set of resprouting species such as *P. moniliformis*, (5) the occurrence of extensive old fields dominated by unpalatable herbs from the *Erisantia* genus (Menezes et al., 2021), and (6) goat preference for old fields and regenerating forest stands (Jamelli et al., 2021). Considering the stress imposed to woody plant seedlings due to water shortage (i.e., seasonal climate, frequent droughts plus habitat desiccation due to biomass exploitation), any mortality imposed by goats is likely to impact the Caatinga dry forest from population to ecosystem level. In this, context we propose as a working hypothesis that slash-and-burn agriculture plus goat-driven seedling mortality drive the Caatinga dry forest to persist via resprouting by woody species with all cascades imposed by this regeneration strategy such as biotic homogenization (Arroyo-Rodríguez et al., 2017; Chazdon, 2012). This perspective contrasts to (1) the lack of exclosure experiments able to identify goat effects; please note that the Caatinga dry forest is concomitantly exposed to several natural/human-related disturbances what eliminates the possibility to disentangle the drivers, (2) a common sense recognizing the Caatinga as a resilient forest, (3) current stock rates usually exceeding one animal per ha feeding on native vegetation, and (4) increased aridity as the main trend of climate change in the Caatinga (Araújo, 2010; Magrin et al. 2014; IBGE, 2017; Torres et al., 2017). Like most dry forests globally, the Caatinga is already moving along a degradation trajectory with tangible impacts on forest resilience and human-population vulnerability to further disturbances. In this context, future studies should further investigate to which extent free-ranging livestock (a common dry forest land use) impacts these relevant biotas.

## Acknowledgments

This study was supported by Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq, PELD process: 403770/2012-2, Universal processes 490450/2013-0 and 470480/2013-0, and CNPQ-ICMBio-FAPs process: 421323/2017-5), Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (PROBRAL CAPES-DAAD process: 99999.008131/2015-05) and Fundação de Amparo à Ciência e Tecnologia do Estado de Pernambuco (FACEPE, APQ process: 0738-2.05/12 and PRONEX process: 0138-2.05/14). We are grateful to Núcleo de Ecologia e Monitoramento Ambiental - NEMA/UNIVASF, Projeto de Integração do Rio São Francisco com as Bacias Hidrográficas do Nordeste Setentrional - PISF and Ministério do Desenvolvimento Regional – MDR that provides the

seeds used in experiment. We are grateful to Francisca Oliveira, Isabelle Holanda, Adrielle Leal, Diego Centeno who assisted with fieldwork and Carine Emer for statistical advice. We also thank to Catimbau National Park landowners for giving us permission to work on their properties. LL also thanks FACEPE for the scholarship, and MT and IRL thank CNPq for productivity grants.

## References

- Abraham, E., Sklavou, P., Loufi, A., Parissi, Z., Kyriazopoulos, A., 2018. The Effect of Combined Herbivory by Wild Boar and Small Ruminants on the Regeneration of a Deciduous Oak Forest. *Forests* 9, 580. <https://doi.org/10.3390/f9090580>
- Albuquerque, U.P., de Lima Araújo, E., de Castro, C.C., Alves, R.R.N., 2017. People and natural resources in the Caatinga, in: Caatinga. Springer, pp. 303–333. [https://doi.org/10.1007/978-3-319-68339-3\\_11](https://doi.org/10.1007/978-3-319-68339-3_11)
- Alves, R.R.N., Feijó, A., Barboza, R.R.D., Souto, W.M.S., Fernandes-Ferreira, H., Cordeiro-Estrela, P., Langguth, A., 2016. Game mammals of the Caatinga biome. *Ethnobiology and Conservation* 5, 1–51. <https://doi.org/10.15451/ec2016-7-5.5-1-51>
- Alves, T.S., Alvarado, F., Arroyo-Rodríguez, V., Santos, B.A., 2020. Landscape-scale patterns and drivers of novel mammal communities in a human-modified protected area. *Landscape Ecology* 35, 1619–1633. <https://doi.org/10.1007/s10980-020-01040-6>
- Anderson, M.J., Ellingsen, K.E., McArdle, B.H., 2006. Multivariate dispersion as a measure of beta diversity. *Ecology Letters* 9, 683–693. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00926.x>
- Arroyo-Rodríguez, V., Melo, F.P.L., Martínez-Ramos, M., Bongers, F., Chazdon, R.L., Meave, J.A., Norden, N., Santos, B.A., Leal, I.R., Tabarelli, M., 2017. Multiple successional pathways in human-modified tropical landscapes: new insights from forest succession, forest fragmentation and landscape ecology research. *Biological Reviews* 92, 326–340. <https://doi.org/10.1111/brv.12231>
- Baraza, E., Valiente-Banuet, A., 2008. Seed dispersal by domestic goats in a semiarid thornscrub of Mexico. *Journal of Arid Environments* 72, 1973–1976. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2008.04.004>
- Barros, M.F., Ribeiro, E.M.S., Vanderlei, R.S., de Paula, A.S., Silva, A.B., Wirth, R., Cianciaruso, M. v, Tabarelli, M., 2021. Resprouting drives successional pathways and the resilience of Caatinga dry forest in human-modified landscapes. *Forest Ecology and Management* 482, 118881. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118881>
- Barton, K. E., Hanley, M. E., 2013. Seedling–herbivore interactions: insights into plant defence and regeneration patterns. *Annals of Botany*, 112(4), 643-650. <https://doi.org/10.1093/aob/mct139>

- Bates, D., Mächler, M., Bolker, B., Walker, S., 2014. Fitting linear mixed-effects models using lme4. arXiv preprint arXiv:1406.5823.  
<https://doi.org/10.48550/arXiv.1406.5823>
- Bestelmeyer, B. T., Okin, G. S., Duniway, M. C., Archer, S. R., Sayre, N. F., Williamson, J. C., Herrick, J. E., 2015. Desertification, land use, and the transformation of global drylands. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 13(1), 28–36. <https://doi.org/10.1890/140162>
- Bonfil, C., 1998. The effects of seed size, cotyledon reserves, and herbivory on seedling survival and growth in *Quercus rugosa* and *Q. Laurina* (Fagaceae). *American Journal of Botany* 85, 79–87. <https://doi.org/10.2307/2446557>
- Bossard, C.C., Rejmanek, M., 1994. Herbivory, growth, seed production, and resprouting of an exotic invasive shrub *Cytisus scoparius*. *Biological Conservation* 67, 193–200. [https://doi.org/10.1016/0006-3207\(94\)90609-2](https://doi.org/10.1016/0006-3207(94)90609-2)
- Cavalcanti, N. D. B., de Resende, G. M., Brito, L. D. L., 2008. Problemas encontrados na regeneração natural do imbuzeiro (*Spondias tuberosa* Arruda) no sertão de Pernambuco. In: Embrapa Semiárido-Artigo em anais de congresso. In: Simpósio brasileiro sobre umbu, cajá e espécies afins, 2008, Recife. Anais... Recife: IPA; Embrapa Agroindústria Tropical; UFRPE, 2008.
- Ceccon, E., Huante, P., Rincón, E., 2006. Abiotic factors influencing tropical dry forests regeneration. *Brazilian Archives of Biology and Technology* 49, 305–312. <https://doi.org/10.1590/S1516-89132006000300016>
- Chao, A., Gotelli, N.J., Hsieh, T.C., Sander, E.L., Ma, K.H., Colwell, R.K., Ellison, A.M., 2014. Rarefaction and extrapolation with Hill numbers: A framework for sampling and estimation in species diversity studies. *Ecological Monographs* 84, 45–67. <https://doi.org/10.1890/13-0133.1>
- Chazdon, R., 2012. Regeneração de florestas tropicais Tropical forest regeneration. *Boletim Museu Paraense Emílio Goeldi de Ciencias Naturais* 7, 195–218. <https://doi.org/10.46357/bcnaturais.v7i3.587>
- Cueva-Ortiz, J., Espinosa, C.I., Aguirre-Mendoza, Z., Gusmán-Montalván, E., Weber, M., Hildebrandt, P., 2020. Natural Regeneration in the Tumbesian Dry Forest: Identification of the Drivers Affecting Abundance and Diversity. *Scientific Reports* 10. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-66743-x>
- Dantas, B.F., Matias, J.R., Ribeiro, R.C., 2015. Teste de tetrazólio para avaliar viabilidade e vigor de sementes. *Informativo ABRATES* 25, 60–64.
- Diamond, J., 2002. Evolution, consequences and future of plant and animal domestication. *Nature* 418, 700–707. <https://doi.org/10.1038/nature01019>  
<https://doi:10.1080/17550874.2016.1221479>
- Eldridge, D.J., Poore, A.G.B., Ruiz-Colmenero, M., Letnic, M., Soliveres, S., 2016. Ecosystem structure, function, and composition in rangelands are negatively affected by livestock grazing. *Ecological Applications* 26, 1273–1283. <https://doi.org/10.1890/15-1234>

- Erb, K.-H., Fetzel, T., Kastner, T., Kroisleitner, C., Lauk, C., Mayer, A., Niedertscheider, M., 2016. Livestock Grazing, the Neglected Land Use, in: Social Ecology. Springer International Publishing, pp. 295–313. [https://doi.org/10.1007/978-3-319-33326-7\\_13](https://doi.org/10.1007/978-3-319-33326-7_13)
- Erfanzadeh, R., Kamali, P., Ghelichnia, H. and Pétillon, J., 2016. Effect of grazing removal on aboveground vegetation and soil seed bank composition in sub-alpine grasslands of northern Iran. *Plant Ecology Diversity*, 9:3, 309–320.
- Fabricante, J.R., Araújo, K.C.T. de, Manfio, M., Siqueira Filho, J.A. de, 2017. Mortalidade de mudas de espécies nativas sob efeito do pastejo de caprinos, ovinos e emas: implicações para projetos de recuperação/restauração de áreas degradadas na caatinga. *Nativa* 5, 410–413. <https://doi.org/10.5935/2318-7670.v05n06a05>
- França-Neto, J. de B., Krzyzanowski, F.C., 2019. Tetrazolium: An important test for physiological seed quality evaluation. *Journal of Seed Science* 41, 359–366. <https://doi.org/10.1590/2317-1545v41n3223104>
- Garwood, N.C., 1989. Tropical Soil Seed Banks: A Review, in: *Ecology of Soil Seed Banks*. Elsevier, pp. 149–209. <https://doi.org/10.1016/b978-0-12-440405-2.50014-2>
- Ghazoul, J., Burivalova, Z., Garcia-Ulloa, J., King, L.A., 2015. Conceptualizing Forest Degradation. *Trends in Ecology and Evolution*. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2015.08.001>
- Gill, R., 2006. The influence of large herbivores on tree recruitment and forest dynamics, in: Danell, K., Bergström, R., Duncan, P., Pastor, J. (Eds.), *Large herbivore ecology, ecosystem dynamics and conservation* (Vol. 11). Cambridge University Press, New York, pp. 170–202. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511617461.008>
- Gonçalves, L.J.B., Santo-Silva, E.E., Barros, M.F., Rito, K.F., Leal, I.R., Tabarelli, M., 2020. The palm Syagrus coronata proliferates and structures vascular epiphyte assemblages in a human-modified landscape of the Caatinga dry forest. *Journal of Tropical Ecology* 36, 123–132. <https://doi.org/10.1017/S0266467420000073>
- Grande, D., Mancilla-Leyton, J.M., Delgado-Pertinez, M., Martin-Vicente, A., 2013. Endozoochorus seed dispersal by goats: recovery, germinability and emergence of five Mediterranean shrub species. *Spanish journal of agricultural research* 11, 347–355. <https://doi.org/10.5424/sjar/2013112-3673>
- Hanke, W., Böhner, J., Dreber, N., Jürgens, N., Schmiedel, U., Wesuls, D., Dengler, J., 2014. The impact of livestock grazing on plant diversity: An analysis across dryland ecosystems and scales in southern Africa. *Ecological Applications* 24, 1188–1203. <https://doi.org/10.1890/13-0377.1>
- Hu, A., Zhang, J., Chen, X., Chang, S., Hou, F., 2019. Winter grazing and rainfall synergistically affect soil seed bank in semiarid area. *Rangeland Ecology Management* 72, 160–167. <https://doi.org/10.1016/j.rama.2018.07.012>
- IBGE, 2017. Censo demográfico agropecuário. <https://censoagro2017.ibge.gov.br/resultados-censo-agro-2017.html>
- Jamelli, D., Bernard, E., Melo, F.P.L., 2021. Habitat use and feeding behavior of domestic free-ranging goats in a seasonal tropical dry forest. *Journal of Arid Environments* 190. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2021.104532>

- Khurana, E., Singh, J.S., 2001. Ecology of seed and seedling growth for conservation and restoration of tropical dry forest: a review. *Environmental Conservation* 28, 39–52. <https://doi.org/10.1017/s0376892901000042>
- Kratochwil, A., Fock, S., Remy, D., Schwabe, A., 2002. Responses of flower phenology and seed production under cattle grazing impact in sandy grasslands. *Phytocoenologia* 32, 531–552. <https://doi.org/10.1127/0340-269X/2002/0032-0531>
- Kruska, R.L., Reid, R.S., Thornton, P.K., Henninger, N., Kristjanson, P.M., 2003. Mapping livestock-oriented agricultural production systems for the developing world. *Agricultural systems*, 77, 39–63. [https://doi.org/10.1016/S0308-521X\(02\)00085-9](https://doi.org/10.1016/S0308-521X(02)00085-9)
- Laskurain, N.A., Aldezabal, A., Olano, J.M., Loidi, J., Escudero, A., 2013. Intensification of domestic ungulate grazing delays secondary forest succession: Evidence from exclosure plots. *Journal of Vegetation Science* 24, 320–331. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2012.01469.x>
- Leal, I.R., Vicente, A., Tabarelli, M., 2003. Herbivoria por caprinos na caatinga da região de xingó: uma análise preliminar, in: Leal, I.R., Ecologia e conservação da Caatinga. Editora Universitária UFPE, Recife, pp. 695–716.
- Leal, I. R., Wirth, R., & Tabarelli, M., 2007. Seed dispersal by ants in the semi-arid Caatinga of North-east Brazil. *Annals of Botany*, 99(5), 885–894. <https://doi.org/10.1093/aob/mcm017>
- Leal, I. R., Leal, L. C., Oliveira, F. M. P., Arcoverde, G. B., & Andersen, A.N., 2017. Effects of human disturbance and climate change on myrmecochory in Brazilian Caatinga. In P. S. Oliveira, & S. Koptur (Eds.), *Ant-plant interactions: Impacts of humans on terrestrial ecosystems* (pp. 112–132). Cambridge, UK: Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/9781316671825>
- Lezama, F., Baeza, S., Altesor, A., Cesa, A., Chaneton, E.J., Paruelo, J.M., 2014. Variation of grazing-induced vegetation changes across a large-scale productivity gradient. *Journal of Vegetation Science* 25, 8–21. <https://doi.org/10.1111/jvs.12053>
- Lorent, H., Sonnenschein, R., Tsiorlis, G.M., Hostert, P., Lambin, E., 2009. Livestock subsidies and rangeland degradation in central Crete. *Ecology and Society* 14. <https://doi.org/Artn 41>
- Maia, G.N., 2004. Caatinga: árvores e arbustos e suas utilidades. Leitura & Arte, D Z Computação Gráfica e Editora, São Paulo 423 p.
- Meiado, M. V., Silva, F.F.S., Barbosa, D.C.A., Siqueira-Filho, J. A., 2012. Diaspore of the caatinga: a review, in Flora of the Caatingas of the São Francisco River: Natural History and Conservation. Rio de Janeiro: Andrea Jakobsson Estúdio Editorial, pp. 308-364.
- Melo-Pinna, G.F.D.E.A., Neiva, M.S., Barbosa, D.C. de A., 1999. Estrutura do tegumento seminal de quatro espécies de Leguminosae (Caesalpinoideae), ocorrentes numa área de caatinga (PE Brasil). *Brazilian Journal of Botany* 22, 375–379. <https://doi.org/10.1590/S0100-84041999000300004>
- Menezes, T., Carmo, R., Wirth, R., Leal, I.R., Tabarelli, M., Laurêncio, A., Melo, F.P.L., 2021. Introduced goats reduce diversity and biomass of herbs in Caatinga dry forest. *Land Degradation and Development* 32, 79–90. <https://doi.org/10.1002/ldr.3693>

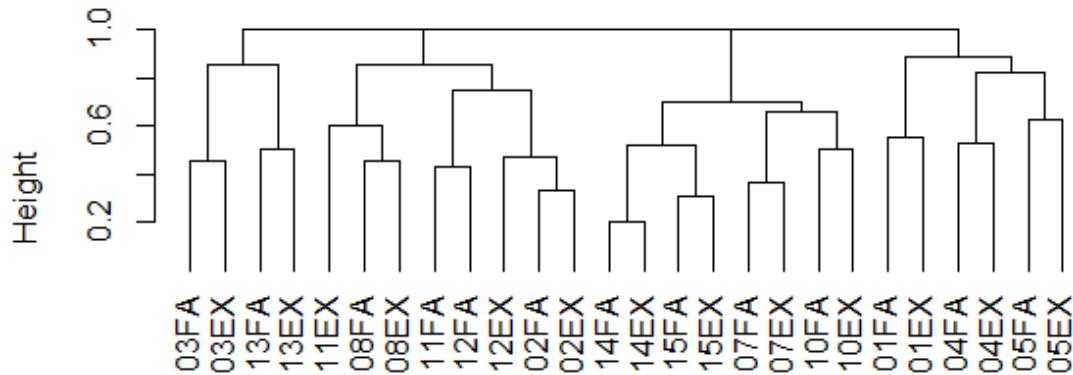
- Menezes, T., Carmo, R., Wirth, R., Leal, I.R., Tabarelli, M., Laurênia, A., Melo, F.P.L., 2020. Introduced goats reduce diversity and biomass of herbs in Caatinga. *Land Degradation and Development*. <https://doi.org/10.1002/ldr.3693>
- Merdas, S., Kouba, Y., Mostephaoui, T., Farhi, Y., Chenchouni, H., 2021. Livestock grazing-induced large-scale biotic homogenization in arid Mediterranean steppe rangelands. *Land Degradation and Development* 32, 5099–5107. <https://doi.org/10.1002/ldr.4095>
- Mertens, J., Germer, J., Siqueira Filho, J.A., Sauerborn, J., 2017. *Spondias tuberosa* Arruda (anacardiaceae), uma árvore ameaçada de extinção da caatinga? *Brazilian Journal of Biology* 77, 542–552. <https://doi.org/10.1590/1519-6984.18715>
- Metzger, K.L., Coughenour, M.B., Reich, R.M., Boone, R.B., 2005. Effects of seasonal grazing on plant species diversity and vegetation structure in a semi-arid ecosystem. *Journal of Arid Environments* 61, 147–160. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2004.07.019>
- O'Connor, T. G., G. A. Pickett, 1992. The Influence of Grazing on Seed Production and Seed Banks of Some African Savanna Grasslands. *Journal of Applied Ecology* 29, no. 1: 247–60. <https://doi.org/10.2307/2404367>.
- Olff, H., Ritchie, M.E., 1998. Effects of herbivores on grassland plant diversity. *Trends Ecology and Evolution* 13, 261–265. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(98\)01364-0](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(98)01364-0)
- Peco, B., de Pablos, I., Traba, J., Levassor, C., 2005. The effect of grazing abandonment on species composition and functional traits: The case of dehesa grasslands. *Basic and Applied Ecology* 6, 175–183. <https://doi.org/10.1016/j.baee.2005.01.002>
- Prävâlie, R., 2016. Drylands extent and environmental issues. A global approach. *Earth-Science Reviews*, v. 161, p. 259-278. <https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2016.08.003>
- Ribeiro, E.M.S., Arroyo-Rodríguez, V., Santos, B.A., Tabarelli, M., Leal, I.R., 2015. Chronic anthropogenic disturbance drives the biological impoverishment of the Brazilian Caatinga vegetation. *Journal of Applied Ecology* 52, 611–620. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12420>
- Ripple, W.J., Smith, P., Haberl, H., Montzka, S.A., McAlpine, C., Boucher, D.H., 2014. Ruminants, climate change and climate policy. *Nat Clim Chang* 4, 2–5. <https://doi.org/10.1038/nclimate2081>
- Rito, K.F., Arroyo-Rodríguez, V., Queiroz, R.T., Leal, I.R., Tabarelli, M., 2017a. Precipitation mediates the effect of human disturbance on the Brazilian Caatinga vegetation. *Journal of Ecology* 105, 828–838. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12712>
- Rito, K.F., Tabarelli, M., Leal, I.R., 2017b. Euphorbiaceae responses to chronic anthropogenic disturbances in Caatinga vegetation: from species proliferation to biotic homogenization. *Plant Ecology* 218, 749–759. <https://doi.org/10.1007/s11258-017-0726-x>
- Rodrigues-Junior, A.G., Baskin, C.C., Baskin, J.M., De-Paula, O.C., 2021. The pleurogram, an under-investigated functional trait in seeds. *Annals of Botany* 127, 167–174. <https://doi.org/10.1093/aob/mcaa161>
- Sanou, L., Zida, D., Savadogo, P., Thiombiano, A., 2018. Comparison of aboveground vegetation and soil seed bank composition at sites of different grazing intensity around a

- savanna-woodland watering point in West Africa. *Journal of plant research*, 131(5), 773–788. <https://doi.org/10.1007/s10265-018-1048-3>
- Santos, D.M. dos, Santos, J.M.F.F. dos, Silva, K.A. da, Araújo, V.K.R. de, Araújo, E. de L., 2016. Composition, species richness, and density of the germinable seed bank over 4 years in young and mature forests in Brazilian semiarid regions. *Journal of Arid Environments* 129, 93–101. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2016.02.012>
- Santos R. A, G., Maria Vieira Batista, Â., Guim, A., Virginia Ferreira dos Santos, M., José de Araújo Silva, M., Lúcia Arcanjo Pereira, V., 2008. *Revista Brasileira de Zootecnia*. Determinação da composição botânica da dieta de ovinos em pastejo na Caatinga. <https://doi.org/10.1590/S1516-35982008001000023>
- Schulz, K., Guschal, M., Kowarik, I., Almeida-Cortez, J.S., Sampaio, E.V.S.B., Cierjacks, A., 2018. Grazing, forest density, and carbon storage: towards a more sustainable land use in Caatinga dry forests of Brazil. *Regional Environmental Change* 18, 1969–1981. <https://doi.org/10.1007/s10113-018-1303-0>
- Schulz, K., Guschal, M., Kowarik, I., Silva de Almeida-Cortez, J., Valadares de Sá Barreto Sampaio, E., Cierjacks, A., 2019. Grazing reduces plant species diversity of Caatinga dry forests in northeastern Brazil. *Applied Vegetation Science* 22, 348–359. <https://doi.org/10.1111/avsc.12434>
- Sena, F.H., Schulz, K., Cierjacks, A., Falcão, H.M., Lustosa, B.M., Almeida, J.S., 2021. Goats foster endozoochoric dispersal of exotic species in a seasonally dry tropical forest ecosystem. *Journal of Arid Environments* 188. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2021.104473>
- Sfair, J.C., de Bello, F., de Frana, T.Q., Baldauf, C., Tabarelli, M., 2018. Chronic human disturbance affects plant trait distribution in a seasonally dry tropical forest. *Environmental Research Letters* 13. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/aa9f5e>
- Silva, J.M.C. da, Barbosa, L.C.F., Leal, I.R., Tabarelli, M., 2017. The Caatinga: understanding the challenges, in: *Caatinga*. Springer, pp. 3–19. [https://doi.org/10.1007/978-3-319-68339-3\\_1](https://doi.org/10.1007/978-3-319-68339-3_1)
- Skoglund, J., 1992. The role of seed banks in vegetation dynamics and restoration of dry tropical ecosystems. *Journal of Vegetation Science* 3, 357–360. <https://doi.org/10.2307/3235760>
- Smit, C., Gusberti, M., Müller-Schärer, H., 2006. Safe for saplings; safe for seeds? *Forest Ecology and Management* 237, 471–477. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2006.09.069>
- Socolar, J.B., Gilroy, J.J., Kunin, W.E., Edwards, D.P., 2016. How Should Beta-Diversity Inform Biodiversity Conservation? *Trends in Ecology and Evolution*. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2015.11.005>
- Souza, D.G., Sfair, J.C., de Paula, A.S., Barros, M.F., Rito, K.F., Tabarelli, M., 2019. Multiple drivers of aboveground biomass in a human-modified landscape of the Caatinga dry forest. *Forest Ecology and Management* 435, 57–65. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.12.042>
- Souza Nascimento, C.E., Domingues da Silva, C.A., Leal, I.R., de Souza Tavares, W., Serrão, J.E., Zanuncio, J.C., Tabarelli, M., 2020. Seed germination and early seedling survival of the

- invasive species *Prosopis juliflora* (Fabaceae) depend on habitat and seed dispersal mode in the Caatinga dry forest. PeerJ 8. <https://doi.org/10.7717/peerj.9607>
- Souza Nascimento, C.E., Tabarelli, M., da Silva, C.A.D., Leal, I.R., de Souza Tavares, W., Serrão, J.E., Zanuncio, J.C., 2014. The introduced tree *Prosopis juliflora* is a serious threat to native species of the Brazilian Caatinga vegetation. *Science of the Total Environment* 481, 108–113. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2014.02.019>
- Sternberg, M., Gutman, M., Perevolotsky, A., Kigel, J., 2003. Effects of grazing on soil seed bank dynamics: an approach with functional groups. *Journal of Vegetation Science* 14, 375–386. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2003.tb02163.x>
- Tabarelli, M., Leal, I.R., Scarano, F.R., da Silva, J.M.C., 2017. The future of the Caatinga, in: Caatinga. Springer, pp. 461–474. [https://doi.org/10.1007/978-3-319-68339-3\\_19](https://doi.org/10.1007/978-3-319-68339-3_19)
- Tessema, Z.K., de Boer, W.F., Baars, R.M.T., Prins, H.H.T., 2012. Influence of Grazing on Soil Seed Banks Determines the Restoration Potential of Aboveground Vegetation in a Semi-arid Savanna of Ethiopia. *Biotropica* 44, 211–219. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2011.00780.x>
- Thompson, K., 2009. The functional ecology of soil seed banks., in: Seeds: The Ecology of Regeneration in Plant Communities. pp. 215–235. <https://doi.org/10.1079/9780851994321.0215>
- Thompson, K., Ceriani, R.M., Bakker, J.P., Bekker, R.M., 2003. Are seed dormancy and persistence in soil related? *Seed Science Research* 13, 97–100. <https://doi.org/10.1079/ssr2003128>
- Torres, R.R., Lapola, D.M., Gamarra, N.L.R., 2017. Future climate change in the Caatinga, in: Caatinga. Springer, pp. 383–410. [https://doi.org/10.1007/978-3-319-68339-3\\_15](https://doi.org/10.1007/978-3-319-68339-3_15)
- Urquiza, N., Carvalho, J., Corrêa, C., Bergantini Pimentel, L., Pifano, D., Rodrigues, R., 2019. Guia de Propágulos e Plântulas da Caatinga, Editora Cogito, Petrolina, 58 p.
- Valbuena-Carabaña, M., González-Martínez, S.C., Gil, L., 2008. Coppice forests and genetic diversity: A case study in *Quercus pyrenaica* Willd. from Central Spain. *Forest Ecology and Management* 254, 225–232. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.08.001>
- Vanderlei, R.S., Barros, M.F., Domingos-Melo, A., Alves, G.D., Silva, A.B., Tabarelli, M., 2021. Extensive clonal propagation and resprouting drive the regeneration of a Brazilian dry forest. *Journal of Tropical Ecology* 37, 35–42. <https://doi.org/10.1017/S0266467421000079>
- Vieira, D.L.M., Scariot, A., 2006. Principles of natural regeneration of tropical dry forests for restoration. *Restoration Ecology* 14, 11–20. <https://doi.org/10.1111/j.1526-100X.2006.00100.x>
- Zhao, L.P., Cheng, J.M., Wan, H.E., Shi, H.L., Tan, S.T., 2008. Characteristics of soil seed banks in grassland under fencing and grazing in Loess Plateau. *Pratacultural Science* 25, 78–83.
- Zuur, A.F., Ieno, E.N., Walker, N.J., Saveliev, A.A., Smith, G.M., 2009. Mixed effects modelling for nested data. In Mixed effects models and extensions in ecology with R. Springer, New York. [https://doi.org/10.1007/978-0-387-87458-6\\_5](https://doi.org/10.1007/978-0-387-87458-6_5)

## Supplementary Material

**Supplementary Material A.** Hierarchical clustering analysis based on the Bray-Curtis dissimilarity index. Dendrogram represents floristic composition similarity between exclosure (EX) and free goat access (FA) in all fourteen plots in the Caatinga dry forest of the Catimbau National Park, Northeast Brazil.



**Supplementary Material B.** Woody plant species from which seeds were sampled in topsoils of 14 paired exclosure and free-access plots in the Caatinga dry forest of the Catimbau National Park, Northeast Brazil. For each species the total number of seeds and the number of viable seeds is provided.

Species	Exclosure		Free access	
	Total	Viable	Total	Viable
<i>Anadenanthera colubrina</i>	1	1	7	7
<i>Annona leptopetala</i>	-	-	1	-
<i>Byrsonima gardneriana</i>	43	2	32	6
<i>Cenostigma pyramidalis</i>	8	3	6	5
<i>Cnidosculus bahianus</i>	8	2	4	1
<i>Cnidosculus quercifolius</i>	9	3	5	-
<i>Commiphora leptophloeos</i>	6	2	9	-
<i>Croton argyrophyilloides</i>	145	-	77	1
<i>Croton blanchetianus</i>	339	-	6	-
<i>Croton grewioides</i>	2	-	-	-
<i>Croton heliotropifolius</i>	154	3	88	1
<i>Croton nepetaefolius</i>	36	-	40	-
<i>Erythroxylum</i>	20	-	21	2
<i>Guapira graciliflora</i>	10	1	5	1
<i>Jatropha mutabilis</i>	-	-	2	-
<i>Manihot carthaginensis</i>	5	-	5	-
<i>Mimosa tenuiflora</i>	8	2	-	-
<i>Peltogyne pauciflora</i>	1	-	-	-

<i>Piptadenia stipulacea</i>	16	13	12	10
<i>Pityrocarpa moniliformis</i>	101	48	309	136
<i>Ruprechtia laxiflora</i>	18	- -	-	-
<i>Senegalia bahiensis</i>	34	32	33	29
<i>Senegalia piauiensis</i>	35	32	16	15
<i>Senna accuruensis</i>	2	-	45	-
<i>Senna cana</i>	3	-	2	1
<i>Senna rizzinii</i>	3	1 -	-	-
<i>Strychnos sp</i>	- -		1	1
<i>Trischidium molle</i>	7	2	13	8
<i>Varronia leucocephala</i>	24	-	9	-
Unidentified sp. 1	14	1	6	-
Unidentified sp. 2	1	1 -	-	-
Unidentified sp. 3	4	-	1	-
Unidentified sp. 4	1	1	1	1
Unidentified sp. 5	1	- -	-	-
Unidentified sp. 6	-	-	1	1
Unidentified sp. 7	-	-	7	-
Unidentified sp. 8	-	-	1	1
Unidentified sp. 9	-	-	1	-
Unidentified sp. 10	1	- -	-	-
Unidentified sp. 11	-	-	1	-
Unidentified sp. 12	1	-		

**Supplementary Material C.** Functional seed traits of woody plant species sampled across 14 paired plots with free goat access and goat enclosure in Caatinga dry forest (Catimbau National Park, Northeast Brazil). Traits: fruit type, dispersal mode, type of attractive structure, seed size, dormancy, presence of pleurogram and persistence.

Species	Fruit type	Dispersal mode	Attractive structure	Seed size	Dormancy	Pleurogram	Persistence	References
<i>Anadenanthera colubrina</i>	Dry	Anemochoric	None	Medium	No	Yes	Seasonal transient	(Duarte 1978, Barbosa 1980, Souza et al. 1980a)
<i>Annona leptopetala</i>	Flashy	Zoochoric	Pulp	Medium	No	No	Transient	(Figueiredo, 2016)
<i>Byrsonima gardneriana</i>	Flashy	Zoochoric	Pulp	Medium	Yes	No	Seasonal transient	(Bezerra, 2004)
<i>Cenostigma pyramidale</i>	Dry	Autochoric	None	Medium	Yes	No	Seasonal transient	(Alves et al., 2007; Urquiza et al., 2019)
<i>Cnidosculus bahianus</i>	Dry	Autochoric	Elaiosome	Medium	Yes	No	Transient	(Griz & Machado, 2001; Leal et al., 2007; Lima & Rodal, 2010; Urquiza; et al., 2019)
<i>Cnidosculus quercifolius</i>	Dry	Autochoric	Elaiosome	Medium	Yes	No	Transient	(Christian & Stanton, 2004; Leal et al., 2007; Lima & Rodal, 2010; L. M. D. M. Silva et

<i>Commiphora leptophloeos</i>	Flashy	Zoochoric	Aril	Medium	Yes	No	Transient	al., 2005; Urquiza; et al., 2019) (Affonso et al., 2013; Griz & Machado, 2001; M. V. Meiado et al., 2012; Salomao et al., 1996)
<i>Croton argyrophyllumoides</i>	Dry	Autochoric	Elaiosome	Small	Yes	No	Transient	(Griz & Machado, 2001; Leal et al., 2007)
<i>Croton blachetianus</i>	Dry	Autochoric	Elaiosome	Small	Yes	No	Transient	
<i>Croton grewioides</i>	Dry	Autochoric	Elaiosome	Small	Yes	No	Transient	
<i>Croton heliotropifolius</i>	Dry	Autochoric	Elaiosome	Small	Yes	No	Transient	(Lima & Rodal, 2010)
<i>Croton nepetaefolius</i>	Dry	Autochoric	Elaiosome	Small	Yes	No	Transient	
<i>Guapira graciliflora</i>	Flashy	Zoochoric	Pulp	Medium	No	No	Transient	
<i>Piptadenia stipulacea</i>	Dry	Autochoric	None	Small	Yes	Yes	Seasonal transient	(Benedito et al., 2019; Lima & Rodal, 2010)
<i>Pityrocarpa moniliformis</i>	Dry	Autochoric	None	Small	Yes	Yes	Seasonal transient	(Felix et al., 2020)
<i>Senegalia bahiensis</i>	Dry	Autochoric	None	Small	Yes	Yes	Seasonal transient	(T. M. Souza, 2015)
<i>Senegalia piauiensis</i>	Dry	Autochoric	None	Medium	Yes	Yes	Seasonal transient	
<i>Senna accuruensis</i>	Dry	Autochoric	None	Small	No	Yes	Seasonal transient	
<i>Senna cana</i>	Dry	Autochoric	None	Small	No	Yes	Seasonal transient	(Medeiros et al., 2019)

<i>Senna rizzinii</i>	Dry	Zoochoric	None	Small	No	Yes	Seasonal transient	
<i>Trischidium molle</i>	Dry	Zoochoric	Aril	Medium	Yes	No	Seasonal transient	(Meiado, 2008)

## References

- Afonso, I. B., Filho, J. A. D. S., Meiado, M.V., 2013. A permanência das sementes de *Commiphora leptophloeos* (Burseraceae) no solo da Caatinga favorece sua germinação? Informativo ABRATES, 24(3), 2014.
- Alves, E. U., Cardoso, E. D. A., Bruno, R. D. L. A., Alves, A. U., Alves, A. U., Galindo, E. A., Braga, J. M., 2007. Overcoming dormancy of *Caesalpinia pyramidalis* Tul. Revista Arvore, 31(3), 405–415. <https://doi.org/10.1590/s0100-67622007000300006>
- Barbosa, D. C. A., 1980. Estudos ecofisiológicos em *Anadenanthera macrocarpa* (Benth.) Brenan. Aspectos da germinação e crescimento. Tese de Doutorado, Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Benedito, C. P., Ribeiro, M. C. C., de Paiva, E. P., Medeiros, H. L. de S., 2019. Dormancy overcoming and germination test in *Piptadenia stipulacea* (Benth.) Ducke seeds. Revista Ciencia Agronomica, 50(2), 338–344. <https://doi.org/10.5935/1806-6690.20190040>
- Bezerra, E. L. D. S., 2004. Polinização e Fenologia Reprodutiva de *Byrsonima gardnerana* Juss. e *Stigmaphyllon paralias* Juss. (Malpighiaceae) em Área de Caatinga/Nordeste do Brasil. 55. <http://eprints.uanl.mx/5481/1/1020149995.PDF>
- Christian, C. E., Stanton, M. L., 2004. Cryptic consequences of a dispersal mutualism: Seed burial, elaiosome removal, and seed-bank dynamics. Ecology, 85(4), 1101–1110. <https://doi.org/10.1890/03-0059>
- Duarte, M. J. 1978. Análise de sementes de seis espécies autoclones e alternativas para o reflorestamento na região semi-árida do Nordeste brasileiro. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal do Paraná, Curitiba.
- Felix, F. C., Alves de Oliveira, D. F., dos Santos Ferrari, C., Voigt, E. L., Pacheco, M. V., 2020. Loss of viability and vigour in the course of short-term storage of *Pityrocarpa moniliformis* seeds cannot be attributed to reserve degradation. New Forests, 0123456789. <https://doi.org/10.1007/s11056-020-09792-4>
- Figueiredo, K. V., 2016. Ecofisiologia de duas espécies lenhosas, sempre-verde e decídua: estudo de caso com *Cynophalla flexuosa* e *Annona leptopetala* em floresta tropical sazonal seca. In Tese (doutorado) – Universidade Federal de Pernambuco. Centro de Biociências. Biologia Vegetal (Vol. 53, Issue 9).

- Griz, M. L. S., Machado, I. C., 2001. Fruiting Phenology and Seed Dispersal Syndromes in Caatinga, a Tropical Dry Forest in the Northeast of Brazil Author (s): Luciana Maria Sobral Griz and Isabel Cristina S . Machado Published by: Cambridge University Press Stable URL: [https://www.jstor.org/journal/tropical\\_ecology](https://www.jstor.org/journal/tropical_ecology), 17(2), 303–321.
- Leal, I. R., Wirth, R., Tabarelli, M., 2007. Seed dispersal by ants in the semi-arid Caatinga of north-east Brazil. Annals of Botany, 99(5), 885–894.
- Lima, A. L. A., Rodal, M. J. N., 2010. Phenology and wood density of plants growing in the semi-arid region of northeastern Brazil. Journal of Arid Environments, 74(11), 1363–1373. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2010.05.009>
- Medeiros, J. X. de, Feliciano, A. L. P., Medeiros, J. E. de, Santos, H. H. D., Matos, V. P., 2019. Morfologia da germinação de sementes de Senna cana Senna cana (Nees Mart.) H.S. Irwin Barneby. Nativa, 7(6), 784. <https://doi.org/10.31413/nativa.v7i6.8626>
- Meiado, M. V., 2008. A planta facilitadora *Trischidium molle* (Benth.) H. E. Ireland (Leguminosae) e sua relação com a comunidade de plantas em ambiente semi-árido no nordeste do Brasil. In Science China Life Sciences (Vol. 49, Issue 4).
- Meiado, M. V., Silva, F.F.S., Barbosa, D.C.A., Siqueira-Filho, J. A., 2012. Diaspore of the caatinga: a review, in Flora of the Caatingas of the São Francisco River: Natural History and Conservation. Rio de Janeiro: Andrea Jakobsson Estúdio Editorial, pp. 308-364.
- Salomao, A. N., Faiad, M. G. R., Cunha, R., 1996. Seed health and viability of *Commiphora leptophloeos* (Mart.) J.B.Gillet after dehydration and storage. HortScience, 31(5), 876. <https://doi.org/10.21273/hortsci.31.5.876>
- Silva, L. M. D. M., Aguiar, I. B. de, Moraes, D. L. de, Viegas, R. A., Silveira, J. A. G., 2005. Storage of seeds of *Cnidosculus phyllacanthus* Pax K. Hoffm. Engenharia Agrícola, 591–595.
- Souza, S. M., I. E. Pires P. C. F. Lima., 1980. Influência da embalagem e condições de armazenamento na longevidade de sementes florestais. Pp15-24 in: Pesquisa Florestal no Nordeste semi-árido: sementes e mudas. EMBRAPA-CPATSA, Boletim de Pesquisa 2.
- Souza, T. M., 2015. *Senegalia bahiensis* (Benth.) Seigler Ebinger. In Biometria e morfologia de frutos, sementes e plântulas de *Senegalia bahiensis* (Benth.) Seigler. Ebinger. <https://www.gbif.org/es/species/7615897>
- Urquiza, N., Carvalho, J., Corrêa, C., Bergantini Pimentel, L., Pifano, D., Rodrigues, R., 2019. Guia de Propágulos e Plântulas da Caatinga, Editora Cogito, Petrolina, 58 p.

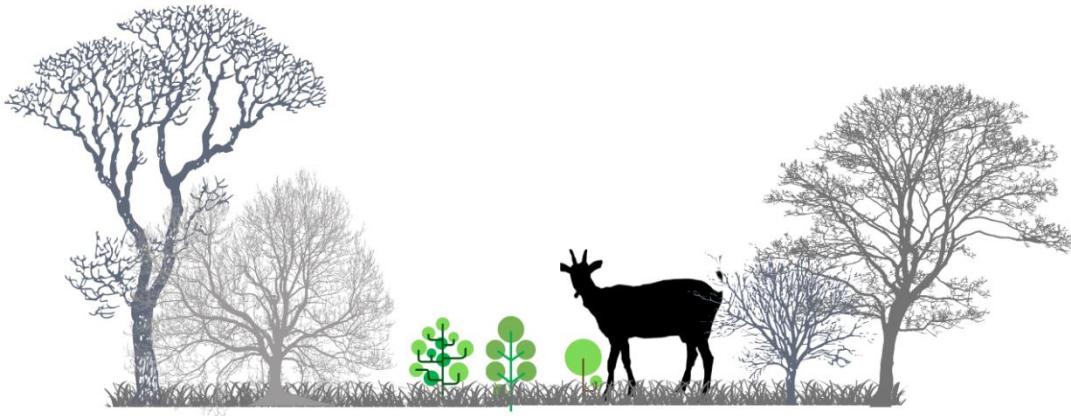
**Supplementary Material D.** Results of GLMM after AICc model selection testing the effects of goats on the proportion of viable seeds and alpha diversity ( $^0D$ ,  $^1D$  and  $^2D$ ) of seed bank and seedlings survival. Treatment corresponds to exclosure x free access. Time corresponds to month of survey. Only models with delta AICc < 2 were selected as plausible explanations for the observed patterns. wAICc gives an estimate of the probability of that given model to be the best choice under the AICc criteria. “+” indicates that the following presented variable is co-varying to explain the changes on the metric in the corresponding model.

Metric	Model	wAICc	AICc
Proportion of viable seeds	Treatment	0.56	0.00
	Treatment + Time	0.20	2.09
	Time	0.17	2.39
	Null	0.06	4.47
$^0D$	Treatment	0.52	0.00
	Null	0.22	1.75
	Time	0.18	2.15
	Treatment + Time	0.07	3.94
$^1D$	Treatment	0.53	0.00
	Null	0.20	1.91
	Time	0.18	2.13
	Treatment + Time	0.07	4.09
$^2D$	Treatment	0.53	0.00
	Null	0.20	1.94
	Time	0.18	2.11
	Treatment + Time	0.07	0.07

Survival of seedlings	Treatment + Time	1.00	0.00
	Treatment	0.00	25.33
	Time	0.00	128.78
	Null	0.00	178.85

#### 4 ARTIGO 2

O conteúdo desta seção consiste em um artigo intitulado “Effects of goats on seedling dynamic and diversity of woody species in the Caatinga dry forest” a ser submetido à revista *Journal of Ecology*. A formatação do artigo segue as normas estabelecidas pela revista disponíveis no anexo A deste documento.



## **Effects of goats on seedling dynamic and diversity of woody species in the Caatinga dry forest**

Lays Lins<sup>1</sup>, David Santos<sup>1</sup>, Fernanda M. P. Oliveira<sup>1</sup>, Rainer Wirth<sup>2</sup>, Tatiane Menezes<sup>1,3</sup>  
Marcelo Tabarelli<sup>4</sup>, Inara R. Leal<sup>4,\*</sup>

<sup>1</sup>Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, Universidade Federal de Pernambuco, Av. Professor Moraes Rego s/n, Cidade Universitária, CEP: 50670-901, Recife, PE, Brasil

<sup>2</sup>Molecular Botany (Plant Ecology Group), University of Kaiserslautern, PO Box 3049, 67663, Kaiserslautern, Germany

<sup>3</sup>Centro de Ensino Superior do Vale do São Francisco, CESVASF, Brazil

<sup>4</sup>Departamento de Botânica, Universidade Federal de Pernambuco, Recife, 50670-901, Pernambuco, Brazil

\*Correspondence author. E-mail: inara.leal@ufpe.br

## Abstract

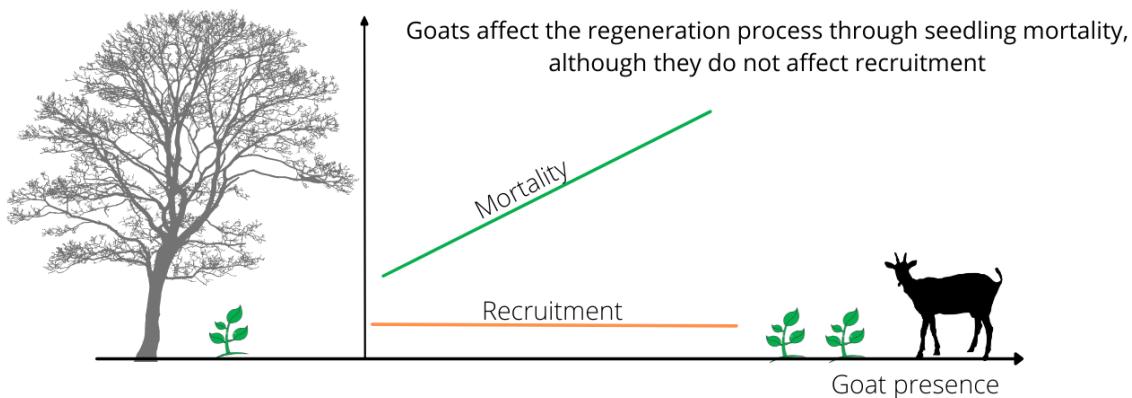
Livestock production is one of the most widespread human disturbances and can affect regeneration processes through demographic changes such as recruitment and establishment of seedlings. Here, we follow seedling dynamics over five years to observe the effect of goats grazing and trampling in an area of Brazilian Caatinga, the largest seasonally dry tropical forest in South America. We monitored seedling recruitment, mortality, turnover and alpha and, beta diversity through a goat exclosures experiment composed by 14 paired exclosure vs. free-access plots. We observed 703 seedlings from 36 species over the five years ( $0.08 \text{ seedling/m}^2$ ). *Senegalia* sp., *Jatropha mutabilis*, and *Cenostigma pyramidale*s were the most abundant species. Goats grazing did not change seedling recruitment as the number of recruits was similar between exclosure (363 seedlings) and free-access plots (340 seedlings). However, seedling mortality in free-access plots was 2.3 times higher than in exclosure plots. Alfa diversity increase over time on exclosure plots. Goats negatively affect beta diversity, especially in rare species, although did not change species turnover. These results indicate that goats can change regeneration processes in seasonally dry forests, reducing resilience capacity mainly associated with seedlings establishment.

**Keywords:** exclosure experiment, herbivory, natural regeneration, seedling recruitment, seedling mortality.

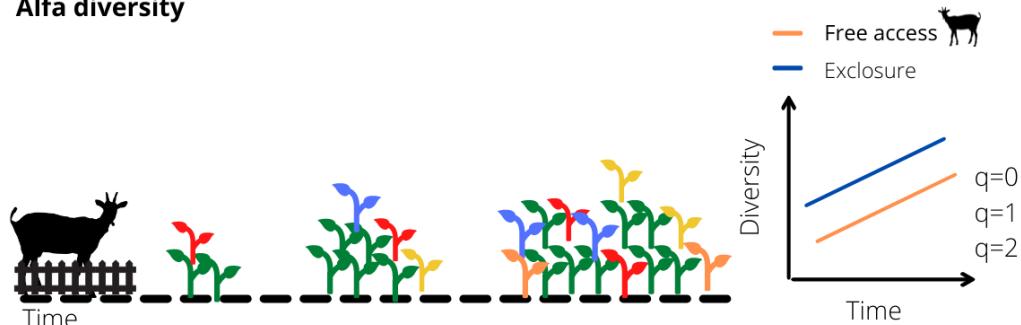
## Graphical abstract

### Effects of grazing on seedling dynamic and diversity of woody species in a Caatinga Tropical Dry Forest

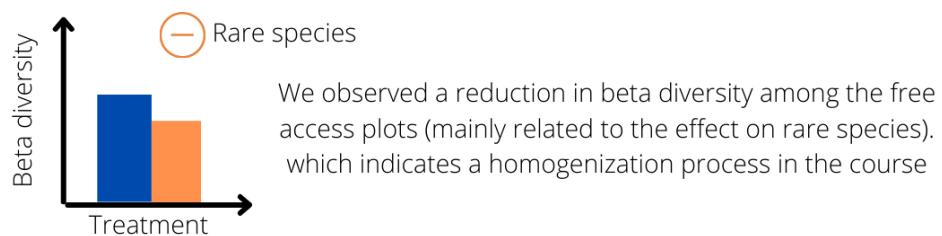
#### Recruitment and mortality



#### Alfa diversity



#### Beta diversity



## 1. Introduction

Tropical forests have been impacted by land-use changes that induce increased levels of deforestation and can lead ecosystems to degradation (Ghazoul et al., 2015; Specht et al., 2015). These human activities reduce the ability of native vegetation to regenerate by reducing sources of forest resilience as seed production and seedling establishment (Bestelmeyer et al., 2015). Livestock is one of the most widespread human disturbances (Erb et al., 2016) that can negatively affect initial regeneration by reducing recruitment, increasing seedling mortality, decreasing resilience via consumption and trampling, as well as changing species composition (Kladivová & Münzbergová, 2016; M. Li, 2012; Lieberman & Li, 1992).

Livestock effects can change vegetation patterns through distinct and spatial scales exhibiting contrasting results (Austrheim & Eriksson, 2001; Hanke et al., 2014). At a local scale (i.e., alpha diversity), livestock grazing, and trampling disturbances might increase species diversity, by decreasing competitiveness and favoring the colonization of new species (Alhamad, 2006; Nishizawa et al., 2016) but also can decrease preferred species (López-Sánchez et al., 2016; Tasser et al., 2007). At the landscape scale (beta diversity), grazing and trampling could promote species differentiation between communities (i.e., heterogeneity) (Pakeman & Fielding, 2021), select a more similar species subsets, which engenders compositional convergence (i.e., homogenization) by extinguishing rare species or by transforming rare into widespread species (Socolar et al., 2016). Additionally, grazing exclosure allows for an increased abundance of grazing-sensitive species, increasing species turnover over time in areas in which herbivores were excluded (Carmona et al., 2012; Pakeman & Fielding, 2021). Understanding livestock grazing consequences for regeneration is essential to predicting successional trajectories related to conservation, restoration, and management strategies for tropical forests (Quisehuatl-Medina et al., 2020).

The impacts caused by livestock on natural habitats tend to be most evident in seasonally dry tropical forests habitats (hereafter dry forests), where water is a scarce resource (Farrell & Fehmi, 2018; Schulz et al., 2018) and regeneration processes tend to be slow compared to wet tropical forests (Vieira & Scariot 2006). Caatinga dry forest is an example of a dry forest that have been frequently affected by livestock raising (Ribeiro et al., 2015; Sfair, de Bello, et al., 2018). The extensive livestock in Caatinga – mostly by goats – dates to the 17th Century and still, it is one of the main economic activities of rural communities (Alves et

al., 2009). It is estimated that 91.6% of goat raising in Brazil is concentrated in the Caatinga region (IBGE, 2017) and this impact is thought to be one of the main causes of land degradation of this ecosystem (Melo, 2017). Although some studies indicate that goats negatively affect herbaceous diversity (Menezes et al., 2021) and adult woody plant assemblages (Schulz et al., 2019), uncertainty remains on the potential impact on the seedling assemblages. Some studies fail to assess seedling assemblages' effect due to low number of recruits found (e.g., in Schulz et al., 2019, Vanderlei et al 2022) resulting by a variety of reasons including time variations and prolonged droughts. Thus, studies over time would be able to detect effect of goats on seedlings assemblage.

Here, we follow the recruitment and mortality of seedlings over five years evaluating the effect of goat grazing and trampling on alpha (within plots) and beta (across plots) diversity of woody seedlings species within the Caatinga dry forest. We contrast free access and exclosure plots to address the following questions over the exclosure time: (1) how goats affect the regeneration process through seedling recruitment and mortality? (2) do goats reduce the occurrence of total, common, and dominant species (i.e., alfa diversity)? (3) does the exclusion of goats affect the species turnover across exclosure and free access plots? Our general hypothesis is that goats negatively affect seedling assemblages via grazing and trampling. We thus expect: (1) an increasing number of recruits and local diversity of seedlings with the time since exclosure; (2) higher mortality of seedlings in free access plots compared to exclosure plots; (3) a reduce beta diversity across free access plots mainly by exiting rare species; and (4) a higher turnover in exclosure plots via increased abundance of grazing sensitive species.

## **2. Method**

### *2.1 Study area*

This study was carried out at Catimbau National Park ( $8^{\circ}24'00''$  and  $8^{\circ}36'35''$  S;  $37^{\circ}00'30''$  and  $37^{\circ}10'40''$  W), a protected area of 607 km<sup>2</sup> located in Pernambuco state, Northeast Brazil. Deep sandy soils are predominant in the Park (quartzite sands, 70% of the area), but planosols and lithosols are also present. The climate is characterized as semiarid with a dry season lasting for around eight months and a wet season between March and June when most of annual precipitation often varies from 480-1100 mm is registered (Silva et al., 2017). Vegetation is composed by a mosaic of different physiognomies varying from open areas,

mixed forb-shrub areas to closed areas dominated by low-statured tree species (Rito et al., 2017). Although the Park was created in 2002, the area has never been fully implemented and people live in a few small, scattered villages within the protected area. These people have never been indemnified to leave the Park and continue to develop their traditional life way inside the protected areas. This includes extensive pastoralism of goats that is part of the economic activities of virtually every household in this region for more than 100 years (Albuquerque et al., 2017; Menezes et al., 2021). It is estimated that ca. 1000 families use the forest for free-range herding of goats and each household raises 8-70 animals (Menezes et al., 2021).

## *2.2 Experimental design and data collection*

In November 2014, a goat exclosure experiment was installed in areas in the Park consisting of 14 20 m × 20m (400m<sup>2</sup>) paired plots, one of free access to goats (hereafter free access plots) and another placed side by side that was fenced (hereafter exclosure plots; Menezes et al., 2021) . The plots are in areas with the same type of soil (sandy and poorly fertile), relief (flat areas) and vegetation (shrub-bush) (Menezes et al., 2021) with similar plant composition to control effects other than goats on plant communities. This study is part of a major initiative developed at Catimbau National Park aiming to understand how anthropogenic disturbances and climate change affect the Brazilian Caatinga dry forest biota - PELD-PRONEX Catimbau ([www.peldcatimbau.org.br](http://www.peldcatimbau.org.br)).

Woody seedlings were sampled in five subplots of 2 m × 2 m in each plot of the pair totaling 140 subplots, 70 in the exclosure and 70 in the free access plots. The monitoring of woody seedlings on paired blocks was performed every three months. The first seedling censuses were conducted from April 2015 to April 2017, while the second from April 2019 to April 2021. During each survey, all the seedlings of trees and shrubs that were <50 cm tall and <3mm diameter were marked with the numbered seal, identified and recorded. In addition, from the second survey until the end of the study, any unmarked individual was recorded as a recruit and identified, and any dead seedling was recorded and identified according to its label.

The number of recruits (recruitment) was obtained by counting the new individuals in a time. Here, we consider “time” a survey number (from time 0 to 14° quaterly survey 60

months after the first survey). Mortality was computed by considering the dead individuals proportion concerning the individual's number in the previous survey.

The alpha diversity was investigated using Hill Numbers ( $qD$ ) (Chao et al., 2014). The  $q$ -metric of Hill index reflects the sensitivity of the index to relative abundances of species; here following  $q$  values were used:  $q = 0$  which reflects species richness (incidence-based diversity);  $q = 1$  is equivalent to the exponential of Shannon's entropy index (abundance-based diversity in which great weight is given to common species);  $q = 2$  is the equivalent of the inverse of Simpson's concentration index (abundance-based diversity in which great weight is given to dominant species) (Chao et al., 2014).

Considering that different beta diversity coefficients assign different weights on composition change, incidence-based and abundance-based coefficients were used. Thus, beta diversity was estimated using both Jaccard and Bray Curtis coefficients, calculated using the package vegan. For this, we calculated the distance of each plot to the centroid in a multivariate order considering all plots for each treatment (following Villar et al., 2020).

### *2.3 Statistical analysis*

We tested if recruitment and mortality were affected by treatment (goat enclosure vs. free access) along the time (15 surveys) using Generalized Linear Mixed Models (GLMMs). Random effects accounted for effects of plot within plot pair within time (categorical). The effect of treatment and time on seedlings was examined with a negative binomial error distribution to deal with overdispersion (recruitment) and binomial distribution to deal with proportion (mortality). We selected the most parsimonious model from among the candidate models using Akaike's Information Criterion (AIC) following the suggestion by Zuur & Ieno (2016).

We tested if the alfa diversity indexes differed between paired enclosure and free access plots and in time by using repeated measures analyses through GLMMs with an analogous structure as the one described above. We used the distance values of beta diversity for every time to test the variation between different treatments with repeated measures by using a GLLMM to the ones used in tests of differences in alfa diversity. To test these effects on rare species, we further examined differences in beta diversity and between treatments for dominant and rare species. We considered rare species those showing up to two individual seedlings across the plots for any one time. Finally, to assess whether the difference in plant

species composition was due to species replacement, we used the additive partitioning of the total beta diversity. All statistical analyses were performed using R version 3.2.3 (R Core Team).

### 3. Results

In five years since beginning of the exclosure experiment, a total of 703 seedlings from 36 woody species were counted, 363 in exclusion plots and 340 in free access plots (Supplementary Material S1). The average recruits were 0.08 seedling/m<sup>2</sup> considering the five years and all species together. *Senegalia* sp., *Jatropha mutabilis* and, *Cenostigma pyramidalis* were the most abundant species, both in exclosure and free access plots (Fig 1). The number of recruits changed along temporal trajectories (Table 1, Fig. 2). However, contrary to our predictions, the absence of goats did not affect the number of recruits (Table 1, Fig. 2). Mortality was significantly higher in free access plots than in exclosure plots (14.8% and 6.4%, respectively) (Table 1, Fig. 2). The species with the highest number of dead individuals were *Senegalia* sp., *Jatropha mutabilis* and, *Cenostigma pyramidalis*.

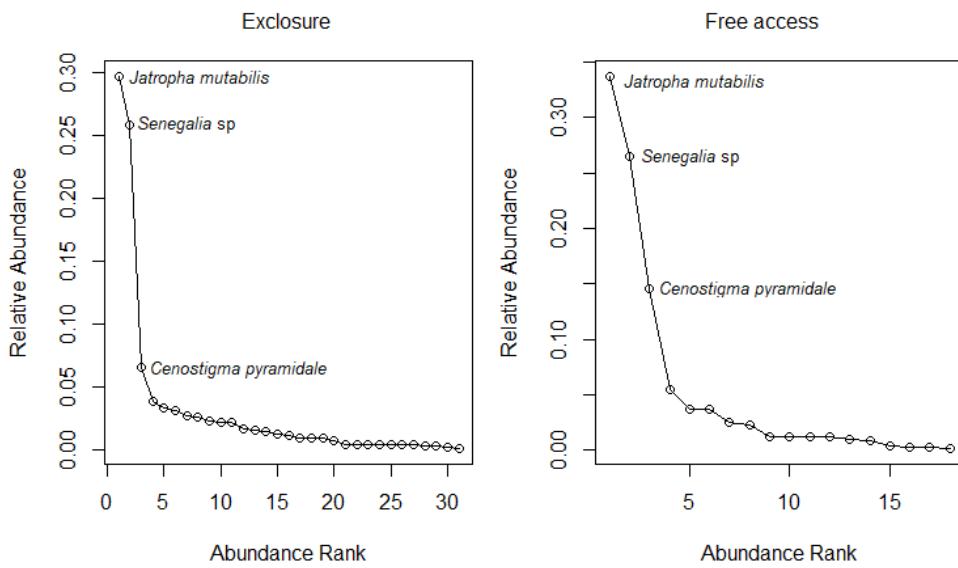


Figure 1- Species-rank abundance of seedlings in exclosure (left) and control plots (high) across 28 plots of a Caatinga dry forest in the Catimbau National Park, Northeast Brazil. Only the three top-ranked species are indicated; all others can be found in the Supplementary Material S1

Metric	Best model	Estimate	Error	P value
Recruitment	Treatment +	-0.26	0.24	0.27
	Time +	0.13	0.03	<b>&lt;0.01</b>
Mortality	Treatment	0.81	0.11	<b>&lt;0.01</b>
Total species ( <sup>0</sup> D)	Treatment +	-0.72	0.06	<b>&lt;0.01</b>
	Time	0.10	0.00	<b>&lt;0.01</b>
Common species ( <sup>1</sup> D)	Treatment +	-0.70	0.07	<b>&lt;0.01</b>
	Time	0.08	0.00	<b>&lt;0.01</b>
Dominant species ( <sup>2</sup> D)	Treatment +	-0.68	0.07	<b>&lt;0.01</b>
	Time	0.07	0.00	<b>&lt;0.01</b>
Bray-Curtis distance	Treatment	-0.02	0.01	<b>0.035</b>
Jaccard distance	Treatment	-0.03	0.01	<b>&lt;0.001</b>
Dominant	Treatment	0.02	0.03	0.51
Rare	Treatment	0.05	0.00	<b>&lt;0.05</b>

Table 1. Final models to explain parameters of regeneration (recruitment, mortality), alpha diversity index (<sup>0</sup>D, <sup>1</sup>D and <sup>2</sup>D), and parameters of beta diversity considering all species (total) for Bray-Curtis and Jaccard distance and dominant and rare species (based on Jaccard distance) after AIC model selection. The table shows estimates for the main effects of treatment (reflecting differences from free access plots, time (reflecting net temporal trends on free access plots). “+” indicates that the following presented variable is covarying to explain the changes on the corresponding metric in the corresponding model. Significant results are in bold.

Alpha diversity indexes (<sup>0</sup>D, <sup>1</sup>D and <sup>2</sup>D) were significantly higher in exclosure than free access plots and changed along temporal trajectories. Considering all species (<sup>0</sup>D), the richness did not change at begin of the exclosure, but we observed an increase over time (Table 1, Fig. 3). The exclusion had a positive effect on the diversity of both common (<sup>1</sup>D) and dominant (<sup>2</sup>D) species (Table 1, Fig. 3). Thus, the exclosure plots tend to be dominated by scattered woody communities formed by more frequent species over time. Beta diversity changed in response to goat exclosure, both considering the presence-based data (Jaccard) or abundance data (Bray-Curtis) (Table 1, Fig.4). We did not observe beta diversity changes considering the dominant species. However, for rare species, beta diversity in free access plots decreased in concern to exclosure (Table 1, Fig. 5). The turnover component was not affected by goats or by time (Supplementary Material S2 and S3), indicating that there were no changes in species composition among sites.

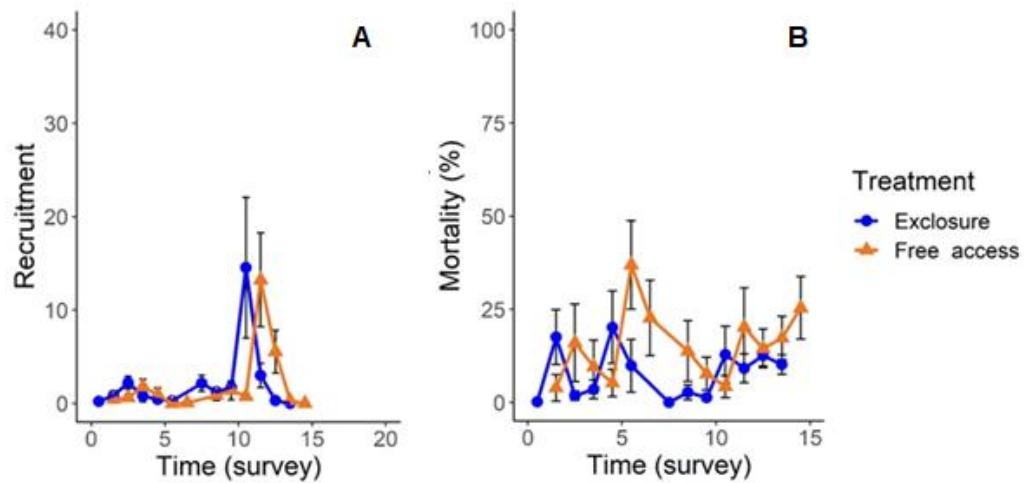


Figure 2. The effect of goat exclosure on recruitment (A) and mortality (B) in the Caatinga dry forest, Catimbau National Park, Northeast Brazil. Figures show means ( $\pm$ SE) for each treatment and time from the beginning of the experiment.

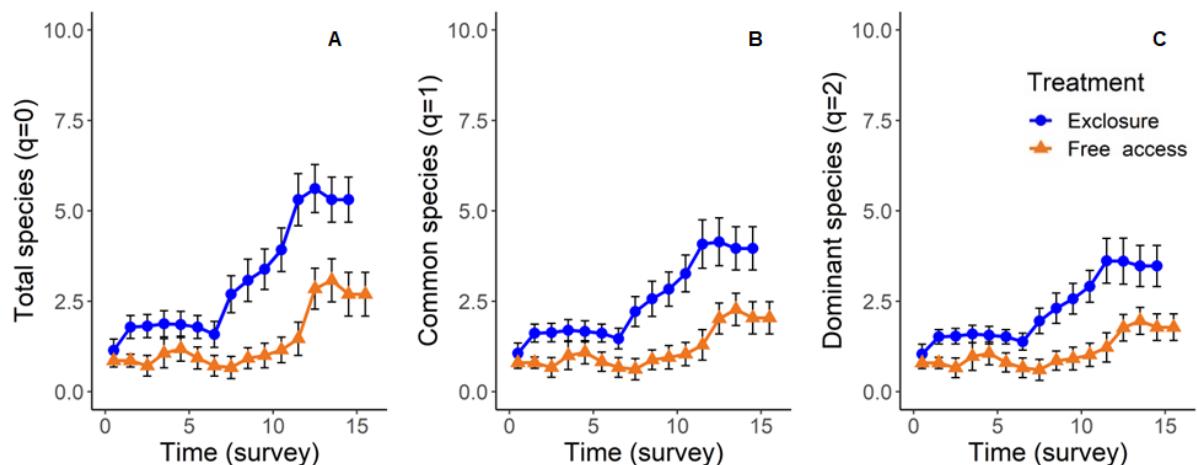


Figure 3. The effect of goat exclosure on alfa diversity index considering the relative abundances of species in the Caatinga dry forest, Catimbau National Park, Northeast Brazil.  $q = 0$  which reflects species richness (incidence-based diversity);  $q = 1$  is equivalent to the exponential of Shannon's entropy index (abundance-based diversity in which great weight is given to common species);  $q = 2$  is the equivalent of the inverse of Simpson's concentration index (abundance-based diversity in which great weight is given to dominant species). Figures show means ( $\pm$ SE) for each treatment and time from the beginning of the experiment.

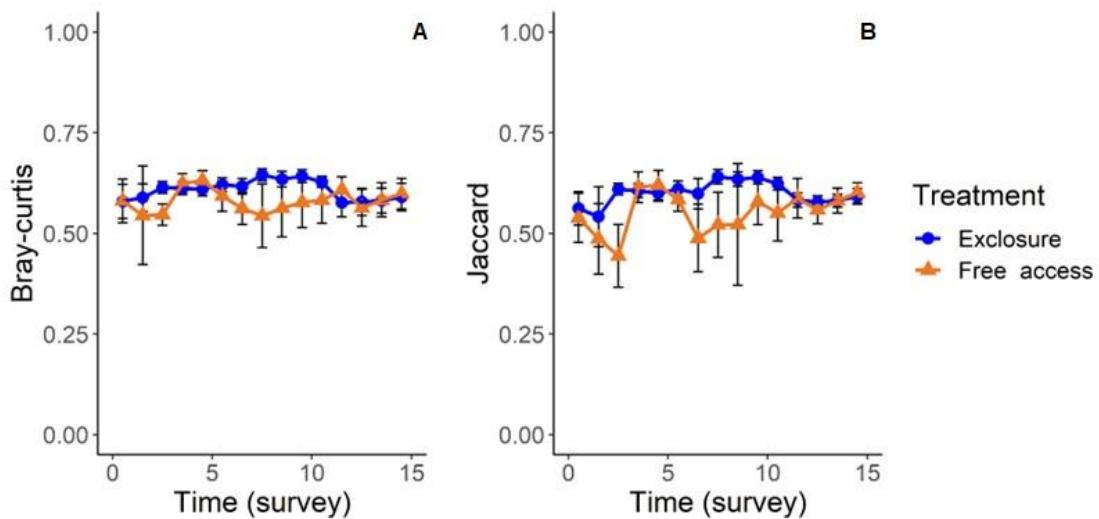


Figure 4. The effect of goat exclosure on Bray-Custis (A) and Jaccard (B) beta-diversity in the Caatinga dry forest, Catimbau National Park, Northeast Brazil. Figures show means ( $\pm$ SE) for each treatment and time from the beginning of the experiment.

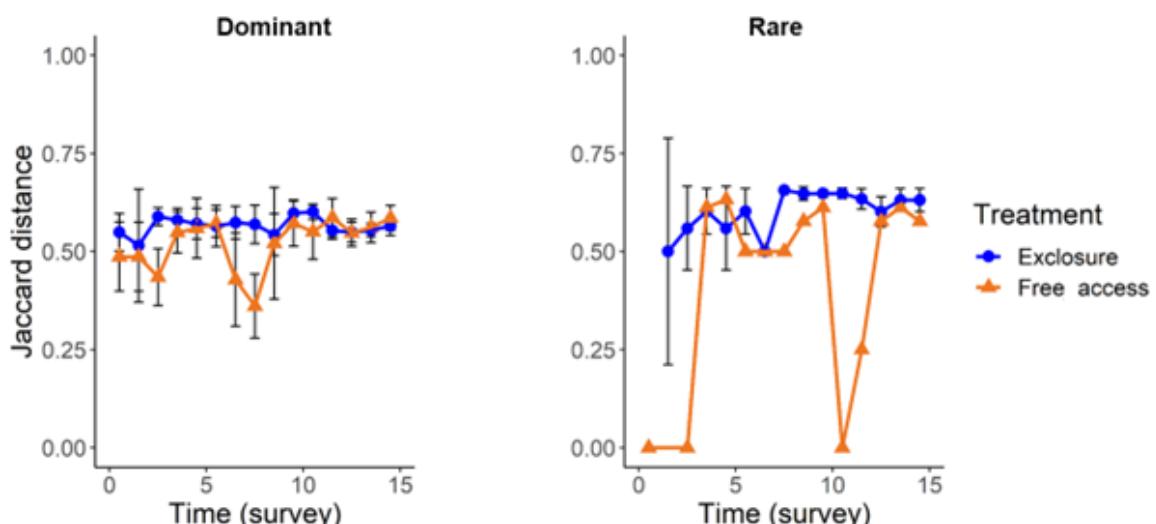


Figure 5. The effect of goat exclosure on Jaccard beta-diversity for dominant and rare species in the Caatinga dry forest, Catimbau National Park, Northeast Brazil. Figures show means ( $\pm$ SE) for each treatment and time from the beginning of the experiment.

#### 4. Discussion

In our study, the 5-year evaluation made it feasible to assess the effect of goats on the seedling establishment in a human-modified landscape of Caatinga dry forest. Our results indicate a low-density and taxonomically impoverished woody seedling assemblage mainly

under goat pressure. Although do not affect the recruitment of new seedlings, we observed that goats impose higher seedling mortality due to grazing and trampling activities. Over time, specifically after 2 years of exclusion, we observed an increase in local diversity. Our results also indicate higher beta diversity in exclusion areas, especially for rare species, which may be an indication of homogenization in free-access areas.

Livestock production must been pointed as the biggest driver of biodiversity loss and land productivity, controlling composition and diversity species (Alhamad, 2006; Hanke et al., 2014; Herrero-Juregui & Oesterheld, 2018). Findings from our study corroborate recent studies in dry forests that suggest a negative response of seedling assemblages to livestock grazing (Gao & Carmel, 2020; Kouba et al., 2021). Especially in Caatinga, some studies point out to negative effects of goats on herbaceous and adult woody strata (Menezes et al., 2021; Schulz et al., 2018, 2019). The Caatinga seedling assemblage is characterized by low density and taxonomic impoverishment and most of the species that make up this assemblage are rare species in the adult community (Vanderlei et al 2022). Here, through a temporal variation, we were able to detect the negative goat effect at the seedling stage.

In dry forests, the colonization of new areas has been described as an extremely hazardous process because multiple biotic filters combined with the harsh abiotic conditions imposed by long dry seasons preventing early seedlings establishment (Vieira & Scariot, 2006). These factors may be the biggest bottlenecks for seedling recruitment, and this could be the reason why we did not observe goat effects on recruits. Recruits may be more vulnerable to microclimatic conditions, and seedlings are more likely to be browsed or tramped (Fenner et al., 1999; Torres & Renison, 2015) which corroborates the higher mortality rate observed in free-access plots.

Possible reasons for the negative effects of livestock on plant diversity are diverse. The trampling effect is not selective; thus, all species shall be negatively affected. Direct effects include the reduction in species numbers by preferred seedlings consumption, which reduces their abundance and even led to their disappearance (Fenner et al., 1999; Wan et al., 2015). Furthermore, there may be a decrease because rare species were highly grazed by animals (W. Li et al., 2015) . The effect of exclosure on the increase of diversity was higher to  $^0D$  which can be interpreted as the diversity of rare species. In addition, our data indicated that the rarest species were absent in goat free access plots (See Supplementary Material S2).

Although Vanderlei et al (2022) did not observe changes in the seedling assemblage related to multiple anthropogenic factors (slash-and-burn agriculture, firewood harvesting and livestock), our study has strong evidence that extensive livestock farming affects the seedling assemblage, mainly of rare species. Indeed, most of the species that make up this assemblage are rare species in the adult community (Vanderlei et al 2022). Thus, these animals are expected to act as a structuring force modulating seedling assembly in dry forest ecosystems.

Extending equal, the beta diversity tends to decrease when rare species disappear from two sites or when the same species become dominant at two sites (Socolar et al., 2016). Some studies suggest that grazing in dry forests increases extinction rates by the exclusion of rare palatable species from the community (Olff & Ritchie, 1998). Although the effect was low, we observed a decreasing in beta diversity within free access plots, which may contribute to vegetation homogenization. The fact that beta diversity values were highest among rare species can indicate that the decrease is caused by the consumption of rare species, a pattern observed in plant assemblages in dry forests (Merdas et al., 2021). Contrary to our prediction, the exclusion of goats did not increase species turnover on exclosure plots. A closer look to species list presents in the exclosure and free access plots allows us to observe that many rare species appear only once in the collections and these values were enough to cause a significant change in communities composition, although the effects are observed at local scale.

This study highlights the effects of goat grazing and trampling on seedling assemblages of Caatinga dry forest. More specifically, our findings suggest that goats increase seedling mortality and decrease alpha and beta diversity, mainly of rare species. The temporal variation covered here (i.e., five years) adds higher power to the observed patterns of seedling recruitment, mortality, and diversity by considering at least 4 wet-dry cycles in Caatinga dry forest. These findings indicate goats as an important agent to inhibit or arrest natural regeneration impairing forest resilience. In general, goats are a source of livelihood for millions of people who live in dry forests environments and the complete removal of these animals could lead to food insecurity. Because seedling establishment are key limiting stages in this dry forest, protecting communities from grazing during opportunity times (i.e., wet season) could help community recovery. Thus, we recommend a goat management that makes use of a rotation system. This should be an urgent initiative as human populations across Caatinga dry forests continue to grow and climate and land use change proceed.

## Acknowledgments

This study was supported by Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq processes PELD 403770/2012-2 and Edital Universal 470480/2013-0), Fundação de Amparo à Ciência e Tecnologia do Estado de Pernambuco (FACEPE processes APQ-0738-2.05/12, APQ- 0138-2.05/14). We are grateful to Francisca Oliveira, Isabelle Holanda, Adrielle Leal, Diego Centeno who assisted with fieldwork and Carine Emer for statistical advice. We also thank to Catimbau National Park landowners for giving us permission to work on their properties. LL also thanks FACEPE for the scholarship, and ICM, MT and IRL thank CNPq for productivity grants.

## References

- Albuquerque, U. P., de Lima Araújo, E., de Castro, C. C., & Alves, R. R. N. (2017). People and natural resources in the Caatinga. In *Caatinga* (pp. 303–333). Springer.
- Alhamad, M. N. (2006). Ecological and species diversity of arid Mediterranean grazing land vegetation. *Journal of Arid Environments*, 66(4), 698–715.
- Austrheim, G., & Eriksson, O. (2001). Plant species diversity and grazing in the Scandinavian mountains-patterns and processes at different spatial scales. *Ecography*, 24(6), 683–695.
- Bestelmeyer, B. T., Okin, G. S., Duniway, M. C., Archer, S. R., Sayre, N. F., Williamson, J. C., & Herrick, J. E. (2015). Desertification, land use, and the transformation of global drylands. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 13(1), 28–36. <https://doi.org/10.1890/140162>
- Carmona, C. P., Azcárate, F. M., de Bello, F., Ollero, H. S., Lepš, J., & Peco, B. (2012). Taxonomical and functional diversity turnover in Mediterranean grasslands: Interactions between grazing, habitat type and rainfall. *Journal of Applied Ecology*, 49(5), 1084–1093. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2012.02193.x>
- Chao, A., Gotelli, N. J., Hsieh, T. C., Sander, E. L., Ma, K. H., Colwell, R. K., & Ellison, A. M. (2014). Rarefaction and extrapolation with Hill numbers: A framework for sampling and estimation in species diversity studies. *Ecological Monographs*, 84(1), 45–67. <https://doi.org/10.1890/13-0133.1>
- Erb, K.-H., Fetzel, T., Kastner, T., Kroisleitner, C., Lauk, C., Mayer, A., & Niedertscheider, M. (2016). Livestock Grazing, the Neglected Land Use. In *Social Ecology* (pp. 295–313). Springer International Publishing. [https://doi.org/10.1007/978-3-319-33326-7\\_13](https://doi.org/10.1007/978-3-319-33326-7_13)
- Farrell, H. L., & Fehmi, J. S. (2018). Seeding alters plant community trajectory: Impacts of seeding, grazing and trampling on semi-arid re-vegetation. *Applied Vegetation Science*, 21(2), 240–249. <https://doi.org/10.1111/avsc.12340>

- Fenner, M., Hanley, M. E., & Lawrence, R. (1999). Comparison of seedling and adult palatability in annual and perennial plants. *Functional Ecology*, 13(4), 546–551. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.1999.00346.x>
- Gao, J., & Carmel, Y. (2020). A global meta-analysis of grazing effects on plant richness. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 302, 107072.
- Ghazoul, J., Burivalova, Z., Garcia-Ulloa, J., & King, L. A. (2015). Conceptualizing Forest Degradation. In *Trends in Ecology and Evolution* (Vol. 30, Issue 10, pp. 622–632). Elsevier Ltd. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2015.08.001>
- Hanke, W., Böhner, J., Dreber, N., Jürgens, N., Schmiedel, U., Wesuls, D., & Dengler, J. (2014). The impact of livestock grazing on plant diversity: An analysis across dryland ecosystems and scales in southern Africa. *Ecological Applications*, 24(5), 1188–1203. <https://doi.org/10.1890/13-0377.1>
- Herrero-Juregui, C., & Oesterheld, M. (2018). Effects of grazing intensity on plant richness and diversity: a meta-analysis. *Oikos*, 127(6), 757–766. <https://doi.org/10.1111/oik.04893>
- Kapás, R. E., Plue, J., Kimberley, A., & Cousins, S. A. O. (2020). Grazing livestock increases both vegetation and seed bank diversity in remnant and restored grasslands. *Journal of Vegetation Science*, 31(6), 1053–1065.
- Kladivová, A., & Münzbergová, Z. (2016). Interacting effects of grazing and habitat conditions on seedling recruitment and establishment. *Journal of Vegetation Science*, 27(4), 834–843. <https://doi.org/10.1111/jvs.12395>
- Kohyani, P. T., Bossuyt, B., Bonte, D., & Hoffmann, M. (2011). Grazing impact on plant spatial distribution and community composition. *Plant Ecology and Evolution*, 144(1), 19–28. <https://doi.org/10.5091/plecevo.2011.429>
- Kouba, Y., Merdas, S., Mostephaoui, T., Saadali, B., & Chenchouni, H. (2021). Plant community composition and structure under short-term grazing exclusion in steppic arid rangelands. *Ecological Indicators*, 120. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2020.106910>
- Li, M. (2012). Seedling Recruitment Patterns in a Tropical Dry Forest in Ghana Seedling recruitment patterns in a tropical dry forest in Ghana. 3(3), 375–382.
- Li, W., Zhan, S., Lan, Z., ben Wu, X., & Bai, Y. (2015). Scale-dependent patterns and mechanisms of grazing-induced biodiversity loss: evidence from a field manipulation experiment in semiarid steppe. *Landscape Ecology*, 30(9), 1751–1765. <https://doi.org/10.1007/s10980-014-0146-4>
- Lieberman, D., & Li, M. (1992). Seedling recruitment patterns in a tropical dry forest in Ghana. *Journal of Vegetation Science*, 3(3), 375–382.
- López-Sánchez, A., Perea, R., Dirzo, R., & Roig, S. (2016). Livestock vs. wild ungulate management in the conservation of Mediterranean dehesas: Implications for oak regeneration. *Forest Ecology and Management*, 362, 99–106. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2015.12.002>
- Melo, F. P. L. (2017). The socio-ecology of the Caatinga: understanding how natural resource use shapes an ecosystem. In *Caatinga* (pp. 369–382). Springer.

- Menezes, T., Carmo, R., Wirth, R., Leal, I. R., Tabarelli, M., Laurênia, A., & Melo, F. P. L. (2020). Introduced goats reduce diversity and biomass of herbs in Caatinga. *Land Degradation and Development*. <https://doi.org/10.1002/lde.3693>
- Merdas, S., Kouba, Y., Mostephaoui, T., Farhi, Y., & Chenchouni, H. (2021). Livestock grazing-induced large-scale biotic homogenization in arid Mediterranean steppe rangelands. *Land Degradation & Development*.
- Nishizawa, K., Tatsumi, S., Kitagawa, R., & Mori, A. S. (2016). Deer herbivory affects the functional diversity of forest floor plants via changes in competition-mediated assembly rules. *Ecological Research*, 31(4), 569–578. <https://doi.org/10.1007/s11284-016-1367-6>
- Olff, H., & Ritchie, M. E. (1998). Effects of herbivores on grassland plant diversity. *Trends in Ecology & Evolution*, 13(7), 261–265.
- Pakeman, R. J., & Fielding, D. A. (2021). Increased grazing drives homogenisation but reduced grazing increases turnover in upland habitat mosaics. *Biodiversity and Conservation*, 30(14), 4279–4295. <https://doi.org/10.1007/s10531-021-02305-5>
- Quisehuatl-Medina, A., Averett, J. P., Endress, B. A., & Lopez-Toledo, L. (2020). Removal of cattle accelerates tropical dry forest succession in Northwestern Mexico. *Biotropica*, 52(3), 457–469. <https://doi.org/10.1111/btp.12748>
- Ribeiro, E. M. S., Arroyo-Rodríguez, V., Santos, B. A., Tabarelli, M., & Leal, I. R. (2015). Chronic anthropogenic disturbance drives the biological impoverishment of the Brazilian Caatinga vegetation. *Journal of Applied Ecology*, 52(3), 611–620. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12420>
- Rito, F., Rito, K. F., Arroyo-Rodríguez, V., Queiroz, R. T., Leal, I. R., & Tabarelli, M. (2017). Precipitation mediates the effect of human disturbance on the Brazilian Caatinga vegetation. *Journal of Ecology*, 105(3), 828–838. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12712>
- Schulz, K., Guschal, M., Kowarik, I., Almeida-Cortez, J. S., Sampaio, E. V. S. B., & Cierjacks, A. (2018). Grazing, forest density, and carbon storage: towards a more sustainable land use in Caatinga dry forests of Brazil. *Regional Environmental Change*, 18(7), 1969–1981. <https://doi.org/10.1007/s10113-018-1303-0>
- Schulz, K., Guschal, M., Kowarik, I., Silva de Almeida-Cortez, J., Valadares de Sá Barreto Sampaio, E., & Cierjacks, A. (2019). Grazing reduces plant species diversity of Caatinga dry forests in northeastern Brazil. *Applied Vegetation Science*, 22(2), 348–359. <https://doi.org/10.1111/avsc.12434>
- Sfair, J. C., de Bello, F., de Frana, T. Q., Baldauf, C., & Tabarelli, M. (2018). Chronic human disturbance affects plant trait distribution in a seasonally dry tropical forest. *Environmental Research Letters*, 13(2). <https://doi.org/10.1088/1748-9326/aa9f5e>
- Socollar, J. B., Gilroy, J. J., Kunin, W. E., & Edwards, D. P. (2016). How Should Beta-Diversity Inform Biodiversity Conservation? In *Trends in Ecology and Evolution* (Vol. 31, Issue 1, pp. 67–80). Elsevier Ltd. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2015.11.005>
- Specht, M. J., Pinto, S. R. R., Albuquerque, U. P., Tabarelli, M., & Melo, F. P. L. (2015). Burning biodiversity: Fuelwood harvesting causes forest degradation in human-dominated tropical landscapes. *Global Ecology and Conservation*, 3, 200–209.

- Tasser, E., Walde, J., Tappeiner, U., Teutsch, A., & Noggler, W. (2007). Land-use changes and natural reforestation in the Eastern Central Alps. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 118(1–4), 115–129. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2006.05.004>
- Torres, R. C., & Renison, D. (2015). Effects of vegetation and herbivores on regeneration of two tree species in a seasonally dry forest. *Journal of Arid Environments*, 121, 59–66. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2015.05.002>
- Vieira, D. L. M., & Scariot, A. (2006). Principles of natural regeneration of tropical dry forests for restoration. *Restoration Ecology*, 14(1), 11–20.
- Villar, N., Siqueira, T., Zipparro, V., Farah, F., Schmaedecke, G., Hortenci, L., Brocardo, C. R., Jordano, P., & Galetti, M. (2020). The cryptic regulation of diversity by functionally complementary large tropical forest herbivores. *Journal of Ecology*, 108(1), 279–290. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13257>
- Wan, H., Bai, Y., Hooper, D. U., Schönbach, P., Gierus, M., Schiborra, A., & Taube, F. (2015). Selective grazing and seasonal precipitation play key roles in shaping plant community structure of semi-arid grasslands. *Landscape Ecology*, 30(9), 1767–1782.
- Zuur, A. F., & Ieno, E. N. (2016). A protocol for conducting and presenting results of regression-type analyses. *Methods in Ecology and Evolution*, 7(6), 636–645. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12577>

Supplementary Material S1- List of total seedlings and their abundances for each time (survey) in free access and exclosure plots in soil of Catimbau National Park, Brazil. SI is equivalent to unidentified species

Time	Species	Exclosure	Free access
0	<i>Annona leptopetala</i>		2
0	<i>Cnidosculus bahianus</i>	1	
0	<i>Croton blanchetianus</i>	1	17
0	<i>Jatropha mutabilis</i>	25	35
0	<i>Cenostigma microphyllum</i>		2
0	<i>Senegalalia sp</i>		2
0	<i>Trischidium molle</i>	5	5
1	<i>Annona leptopetala</i>		2
1	<i>Croton blanchetianus</i>	1	17
1	<i>Jatropha mutabilis</i>	30	37
1	<i>Cenostigma microphyllum</i>		2
1	<i>Senegalalia sp</i>		3
1	<i>Trischidium molle</i>	5	6
2	<i>Annona leptopetala</i>		1
2	<i>Croton blanchetianus</i>		6
2	<i>Croton nepetifolius</i>	1	
2	<i>Jatropha mutabilis</i>	35	45
2	<i>Cenostigma microphyllum</i>		2
2	<i>Senegalalia sp</i>		4
2	<i>Trischidium molle</i>	4	5
3	<i>Annona leptopetala</i>		1
3	<i>Cnidosculus bahianus</i>	2	
3	<i>Croton</i>	1	
3	<i>Croton blanchetianus</i>	2	6
3	<i>Croton nepetifolius</i>	1	
3	<i>Ditaxis</i>		1

3	<i>Jatropha mutabilis</i>	36	55
3	<i>Cenostigma microphyllum</i>	1	6
3	<i>Ptirocarpa moniliformis</i>		2
3	<i>Ruprechtia</i>		1
3	<i>Senegalia sp</i>	1	9
3	<i>Senna</i>	1	
3	<i>Senna rizzini</i>	2	3
3	<i>Trischidium molle</i>	7	5
3	<i>Turnera</i>	1	
4	<i>Annona leptopetala</i>		1
4	<i>Cnidosculus bahianus</i>	2	
4	<i>Croton</i>	1	
4	<i>Croton blanchetianus</i>	2	8
4	<i>Croton nepetifolius</i>	1	
4	<i>Ditaxis</i>		1
4	<i>Jatropha mutabilis</i>	42	59
4	<i>Peltogyne</i>	1	
4	<i>Cenostigma microphyllum</i>	2	6
4	<i>Ptirocarpa moniliformis</i>		2
4	<i>Ruprechtia</i>		1
4	<i>Senegalia sp</i>	1	8
4	<i>Senna rizzini</i>	2	3
4	<i>Trischidium molle</i>	6	5
4	<i>Turnera</i>	1	
5	<i>Annona leptopetala</i>		1
5	<i>Croton blanchetianus</i>	2	8
5	<i>Croton nepetifolius</i>	1	
5	<i>Ditaxis</i>		1
5	<i>Jatropha mutabilis</i>	38	56
5	<i>Peltogyne pauciflora</i>	1	
5	<i>Cenostigma microphyllum</i>	2	5
5	<i>Ptirocarpa moniliformis</i>		2

5	<i>Ruprechtia</i>		1
5	<i>Senegalia sp</i>	1	7
5	<i>Senna rizzini</i>	2	3
5	<i>Trischidium molle</i>	5	5
6	<i>Annona leptopetala</i>		1
6	<i>Croton blanchetianus</i>		6
6	<i>Croton nepetifolius</i>	1	
6	<i>Ditaxis</i>		1
6	<i>Jatropha mutabilis</i>	32	51
6	<i>Peltogyne pauciflora</i>	1	
6	<i>Cenostigma microphyllum</i>	1	6
6	<i>Ptirocarpa moniliformis</i>		2
6	<i>Ruprechtia</i>		1
6	<i>Senegalia sp</i>	1	6
6	<i>Senna rizzini</i>		1
6	<i>Trischidium molle</i>	5	7
7	<i>Annona leptopetala</i>		1
7	<i>Croton blanchetianus</i>		6
7	<i>Croton nepetifolius</i>	1	
7	<i>Jatropha mutabilis</i>	16	40
7	<i>Peltogyne pauciflora</i>	1	
7	<i>Cenostigma microphyllum</i>	1	6
7	<i>Ptirocarpa moniliformis</i>		1
7	<i>Ruprechtia</i>		1
7	<i>Senegalia sp</i>	1	2
7	<i>Senegalia sp bahiensis</i>		1
7	<i>Trischidium molle</i>	4	4
8	<i>Annona</i>	1	4
8	<i>Bauhinia</i>		1
8	<i>Cenostigma microphyllum</i>	4	6
8	<i>Cnidosculus bahianus</i>	1	1
8	<i>SI7</i>		1

8	<i>Croton</i>	2	4
8	<i>Croton helio</i>		1
8	<i>Jatropha mutabilis</i>	24	37
8	<i>Mimosa</i>		1
8	<i>Peltogyne pauciflora</i>		2
8	<i>Piptadenia stipulacea</i>		3
8	<i>Pityrocarpa moniliformis</i>	1	1
8	<i>Senegalnia sp</i>		3
8	<i>Senna macranthera</i>		1
8	<i>SI</i>		4
8	<i>SI 2</i>		1
8	<i>SI3</i>		2
8	<i>SI2</i>		1
8	<i>SI3</i>		2
8	<i>Solanum paniculatum</i>		5
8	<i>SI5</i>		1
8	<i>Trischidium molle</i>	2	3
8	<i>Varronia</i>		1
9	<i>Annona</i>	1	1
9	<i>Bauhinia</i>		1
9	<i>Cenostigma microphyllum</i>	3	6
9	<i>Cnidosculus bahianus</i>	1	2
9	<i>SI7</i>		1
9	<i>Croton</i>	2	7
9	<i>Croton helio</i>		1
9	<i>Erythroxylum</i>		1
9	<i>Jatropha mutabilis</i>	29	53
9	<i>Mimosa</i>		2
9	<i>Peltogyne pauciflora</i>		2
9	<i>Piptadenia stipulacea</i>		3
9	<i>Pityrocarpa moniliformis</i>	1	1
9	<i>Senegalnia sp</i>	1	3

9	<i>Senna macranthera</i>		2
9	<i>SI</i>	1	6
9	<i>SI 2</i>		1
9	<i>SI3</i>		2
9	<i>SI4</i>		1
9	<i>SI2</i>		1
9	<i>SI3</i>		2
9	<i>Solanum paniculatum</i>		5
9	<i>SI5</i>		1
9	<i>Trischidium molle</i>	2	5
9	<i>Varronia</i>		1
10	<i>Annona</i>	1	1
10	<i>Bauhinia</i>		1
10	<i>Cenostigma microphyllum</i>	1	7
10	<i>Cnidosculus bahianus</i>	3	4
10	<i>SI7</i>		1
10	<i>Croton</i>	4	7
10	<i>Croton helio</i>		1
10	<i>Erythroxylum</i>		1
10	<i>Neocalyptrocalyx longifolium</i>		1
10	<i>Jatropha mutabilis</i>	38	57
10	<i>Mimosa</i>		2
10	<i>Peltogyne pauciflora</i>		2
10	<i>Piptadenia stipulacea</i>		3
10	<i>Pityrocarpa moniliformis</i>	1	2
10	<i>Senegalnia sp</i>	1	3
10	<i>Senna macranthera</i>		2
10	<i>SI</i>	1	7
10	<i>SI 2</i>		1
10	<i>SI3</i>		2
10	<i>SI4</i>		1
10	<i>SI2</i>		2

---

10	<i>SI3</i>	2
10	<i>Solanum paniculatum</i>	5
10	<i>SI5</i>	1
10	<i>Trischidium molle</i>	5
10	<i>Varronia</i>	1
11	<i>Annona</i>	1
11	<i>Bauhinia</i>	1
11	<i>Cenostigma microphyllum</i>	2
11	<i>Cnidosculus bahianus</i>	3
11	<i>SI7</i>	1
11	<i>Croton</i>	2
11	<i>Croton arg</i>	4
11	<i>Croton helio</i>	1
11	<i>Erythroxylum</i>	1
11	<i>Neocalyptrocalyx longifolium</i>	1
11	<i>Jatropha mutabilis</i>	34
11	<i>Manihot</i>	59
11	<i>Mimosa</i>	1
11	<i>Peltogyne pauciflora</i>	4
11	<i>Piptadenia stipulacea</i>	2
11	<i>Piptadenia stipulacea</i>	3
11	<i>Pityrocarpa moniliformis</i>	1
11	<i>Senegalnia sp</i>	3
11	<i>Senna macranthera</i>	4
11	<i>SI</i>	5
11	<i>SI 2</i>	1
11	<i>SI3</i>	2
11	<i>SI4</i>	1
11	<i>SI2</i>	3
11	<i>SI3</i>	2
11	<i>Solanum paniculatum</i>	5
11	<i>SI5</i>	1
11	<i>Trischidium molle</i>	6

---

11	<i>Varronia</i>		1
12	<i>Annona</i>	1	1
12	<i>Annona</i>	2	1
12	<i>Bauhinia</i>		4
12	<i>Bauhinia</i>		4
12	<i>Cenostigma microphyllum</i>	37	23
12	<i>Cenostigma microphyllum</i>	46	23
12	<i>Cnidosculus</i>		1
12	<i>Cnidosculus</i>		1
12	<i>Cnidosculus bahianus</i>	5	15
12	<i>Cnidosculus bahianus</i>	4	14
12	<i>cnidosculus quercifolius</i>	1	
12	<i>Commiphora</i>	1	
12	<i>Commiphora</i>	1	
12	<i>SI7</i>		2
12	<i>SI7</i>		2
12	<i>Croton</i>	1	8
12	<i>Croton</i>	4	10
12	<i>Croton arg</i>	1	5
12	<i>Croton arg</i>	1	4
12	<i>Croton blan</i>		14
12	<i>Croton helio</i>	3	1
12	<i>Croton helio</i>	3	1
12	<i>Croton nep</i>	1	
12	<i>Erythroxylum</i>		1
12	<i>Erythroxylum</i>		1
12	<i>SI6</i>		1
12	<i>SI6</i>		1
12	<i>Neocalyptrocalyx longifolium</i>		1
12	<i>Neocalyptrocalyx longifolium</i>		1
12	<i>Jatropha mutabilis</i>	53	71
12	<i>Jatropha mutabilis</i>	59	73

---

12	<i>Manihot</i>	1
12	<i>Manihot</i>	1
12	<i>Mimosa</i>	4
12	<i>Mimosa</i>	4
12	<i>SI 2</i>	2
12	<i>SI 2</i>	2
12	<i>Peltogyne pauciflora</i>	4
12	<i>Peltogyne pauciflora</i>	4
12	<i>Piptadenia stipulacea</i>	2
12	<i>Piptadenia stipulacea</i>	6
12	<i>Pityrocarpa moniliformis</i>	1
12	<i>Pityrocarpa moniliformis</i>	5
12	<i>Pityrocarpa moniliformis</i>	3
12	<i>Pityrocarpa moniliformis</i>	21
12	<i>Senegalia sp</i>	91
12	<i>Senegalia sp</i>	122
12	<i>Senna macranthera</i>	77
12	<i>Senna macranthera</i>	10
12	<i>Senna macranthera</i>	13
12	<i>SI</i>	11
12	<i>SI</i>	5
12	<i>SI</i>	7
12	<i>SI 2</i>	1
12	<i>SI 2</i>	1
12	<i>SI3</i>	2
12	<i>SI3</i>	2
12	<i>SI4</i>	1
12	<i>SI4</i>	1
12	<i>SI2</i>	3
12	<i>SI2</i>	3
12	<i>SI3</i>	2
12	<i>SI3</i>	2
12	<i>Solanum paniculatum</i>	5
12	<i>Solanum paniculatum</i>	5
12	<i>SI5</i>	1

---

12	<i>SIS</i>		1
12	<i>Trischidium molle</i>	5	6
12	<i>Trischidium molle</i>	6	6
12	<i>Varronia</i>		1
12	<i>Varronia</i>		1
13	<i>Annona</i>	2	1
13	<i>Bauhinia</i>		4
13	<i>Cenostigma microphyllum</i>	30	19
13	<i>Cnidosculus</i>		1
13	<i>Cnidosculus bahianus</i>	5	7
13	<i>cnidosculus quercifolius</i>	1	
13	<i>SI7</i>		2
13	<i>Croton</i>	4	10
13	<i>Croton arg</i>	1	2
13	<i>Croton blan</i>		12
13	<i>Croton helio</i>	3	1
13	<i>Erythroxylum</i>		1
13	<i>Neocalyptrocalyx longifolium</i>		1
13	<i>Jatropha mutabilis</i>	57	69
13	<i>Manihot</i>		1
13	<i>Mimosa</i>		4
13	<i>SI 2</i>	2	
13	<i>Peltogyne pauciflora</i>		4
13	<i>Piptadenia stipulacea</i>	3	6
13	<i>Pityrocarpa moniliformis</i>	2	5
13	<i>Pityrocarpa moniliformis</i>	20	
13	<i>Senegalnia sp</i>	58	96
13	<i>Senna macranthera</i>	8	7
13	<i>SI</i>	1	7
13	<i>SI 2</i>		1
13	<i>SI3</i>		2
13	<i>SI4</i>		1

13	<i>SI2</i>	3
13	<i>SI3</i>	2
13	<i>Solanum paniculatum</i>	4
13	<i>SI5</i>	1
13	<i>Trischidium molle</i>	5 6
13	<i>Varronia</i>	1
14	<i>Annona</i>	2 1
14	<i>Bauhinia</i>	4
14	<i>Cenostigma microphyllum</i>	23 16
14	<i>Cnidosculus</i>	1
14	<i>Cnidosculus bahianus</i>	3 5
14	<i>cnidosculus quercifolius</i>	1
14	<i>SI7</i>	2
14	<i>Croton</i>	4 10
14	<i>Croton arg</i>	1 1
14	<i>Croton blan</i>	10
14	<i>Croton helio</i>	3 1
14	<i>Erythroxylum</i>	1
14	<i>Neocalyptrocalyx longifolium</i>	1
14	<i>Jatropha mutabilis</i>	47 63
14	<i>Manihot</i>	1
14	<i>Mimosa</i>	4
14	<i>SI 2</i>	2
14	<i>Peltogyne pauciflora</i>	4
14	<i>Piptadenia stipulacea</i>	1 5
14	<i>Pityrocarpa moniliformis</i>	2 5
14	<i>Pityrocarpa moniliformis</i>	14
14	<i>Senegalnia sp</i>	34 73
14	<i>Senna macranthera</i>	7 6
14	<i>SI</i>	1 5
14	<i>SI 2</i>	1
14	<i>SI3</i>	2

---

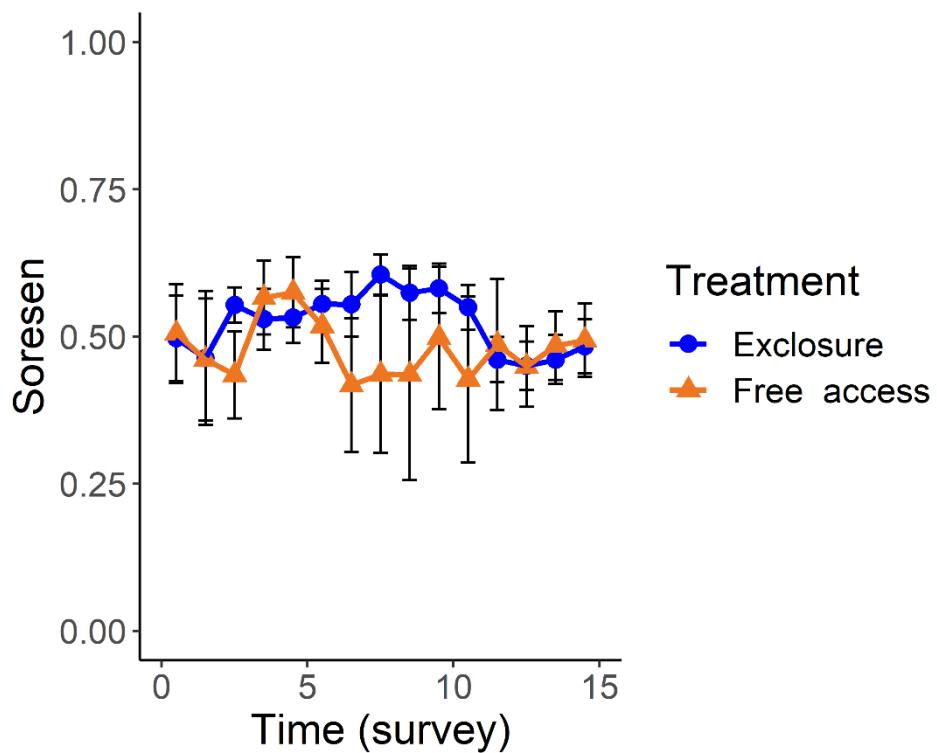
14	<i>SI4</i>	1
14	<i>SI2</i>	3
14	<i>SI3</i>	1
14	<i>Solanum paniculatum</i>	4
14	<i>SI5</i>	1
14	<i>Trischidium molle</i>	5
14	<i>Varronia</i>	6
		1

---

Supplementary Material S2. Results of repeated measures tests between control and enclosure plots for the turnover component

Diversity metric	Parameters	Estimator	Error	P value
<b>Sorensen</b>	Treatment	-0.009133	0.045839	0.843
	Time	-0.005299	0.002871	0.066
	Treatment:Time	-0.003675	0.003588	0.3071

Supplementary Material S3. The effect of goat exclosure on turnover component of beta diversity (Sorensen). Figures show means ( $\pm$ SE) for each treatment and time from the beginning of the experiment.



## 5 CONSIDERAÇÕES FINAIS

Os resultados encontrados nessa tese fornecem contribuições teóricas importantes acerca do efeito de caprinos sobre o banco de sementes e de plântulas na Caatinga, contribuindo para o entendimento do processo de regeneração em florestas secas. Especificadamente, os resultados indicam que:

- 1) O banco de sementes possui baixa densidade e é extremamente empobrecido, com baixo percentual de viabilidade e espécies que permanecem no solo por curtos períodos;
- 2) Caprinos não alteram a dinâmica do banco de sementes em termos de proporção de sementes viáveis, alfa diversidade, beta diversidade, atributos e diversidade funcionais;
- 3) Apesar de não alterarem o banco de sementes, caprinos fortemente afetam a abundância de plântulas;
- 4) As alterações no banco de plântulas ocasionadas pelo pastejo de caprinos estão associadas à mortalidade de plântulas, uma vez esses animais não afetam o recrutamento de indivíduos;
- 5) Há um aumento da diversidade local de plântulas relacionada ao tempo de exclusão e uma redução da diversidade beta entre as parcelas de acesso livre, principalmente para espécies raras, o que pode ser um indicativo de homogeneização da vegetação na presença de caprinos.

Considerando que caprinos podem alterar o processo de regeneração através do consumo de plântulas, a prática da pecuária extensiva interfere negativamente na resiliência do ecossistema. Por outro lado, é importante considerar que, assim como nas florestas secas de todo mundo, as populações que habitam nas áreas de Caatinga são dependentes dos recursos florestais para consumo próprio e/ou comercialização. Assim, um manejo sustentável dessa prática deve ser considerado, a fim de garantir a regeneração da floresta e a oferta dos serviços ecossistêmicos.

## REFERÊNCIAS

- ALHAMAD, M. N. Ecological and species diversity of arid Mediterranean grazing land vegetation. **Journal of Arid Environments**, v. 66, n. 4, p. 698–715, 2006.
- ALVES, R. R. N. et al. Game mammals of the Caatinga biome. **Ethnobiology and Conservation**, v. 5, n. 5, p. 1–51, 2016.
- ANGEVINE, M. W.; CHABOT, B. F. 8. Seed Germination Syndromes in Higher Plants. In: Topics in plant population biology. **Columbia University Press**, p. 188-206, 1979.
- ARAÚJO FILHO, J. A de.; BARBOSA, T. M. L. Sistemas agrícolas sustentáveis para regiões semi-áridas. **Embrapa Caprinos e Ovinos-Circular Técnica (INFOTECA-E)**, 1999.
- ARROYO-RODRÍGUEZ, V. et al. Multiple successional pathways in human-modified tropical landscapes: new insights from forest succession, forest fragmentation and landscape ecology research. **Biological Reviews**, v. 92, n. 1, p. 326–340, 2017.
- AUSTRHEIM, G.; ERIKSSON, O. Plant species diversity and grazing in the Scandinavian mountains-patterns and processes at different spatial scales. **Ecography**, v. 24, n. 6, p. 683–695, 2001.
- BARDGETT, R. D.; WARDLE, D. A. Herbivore-mediated linkages between aboveground and belowground communities. **Ecology**, v. 84, n. 9, p. 2258–2268, 2003.
- BARROS, M. F. et al. Resprouting drives successional pathways and the resilience of Caatinga dry forest in human-modified landscapes. **Forest Ecology and Management**, v. 482, p. 118881, 2021.
- BASHAN, D.; BAR-MASSADA, A. Regeneration dynamics of woody vegetation in a Mediterranean landscape under different disturbance-based management treatments. **Applied Vegetation Science**, v. 20, n. 1, p. 106–114, 2017.
- BRICKER, M.; PEARSON, D.; MARON, J. Small-mammal seed predation limits the recruitment and abundance of two perennial grassland forbs. **Ecology**, v. 91, n. 1, p. 85–92, 2010.
- CALLAWAY, R. M.; WALKER, L. R. Competition and facilitation: A synthetic approach to interactions in plant communities. **Ecology**, v. 78, n. 7, p. 1958–1965, 1997.
- CARMONA, C. P. et al. Taxonomical and functional diversity turnover in Mediterranean grasslands: Interactions between grazing, habitat type and rainfall. **Journal of Applied Ecology**, v. 49, n. 5, p. 1084–1093, 2012.
- CAVALCANTI, N. de B.; DE RESENDE, G. M.; BRITO, L. T. de L. Problemas encontrados na regeneração natural do imbuzeiro (*Spondias tuberosa* Arruda) no sertão de Pernambuco. In: Embrapa Semiárido-Artigo em anais de congresso (ALICE), **Anais...** In: Simpósio brasileiro sobre umbu, cajá e espécies afins, 2008, Recife ..., 2008.
- CECCON, E.; HERNÁNDEZ, P. Seed rain dynamics following disturbance exclusion in a secondary tropical dry forest in Morelos, Mexico. **Revista de Biología Tropical**, v. 57, n. 1–2, p. 257–269, 2009.

- CECCON, E.; HUANTE, P.; RINCÓN, E. BRAZILIAN ARCHIVES OF BIOLOGY AND TECHNOLOGY Abiotic Factors Influencing Tropical Dry Forests Regeneration. **Brazilian Archives of Biology and Technology**, v. 49, n. 2, p. 305–312, 2006.
- CHARLES-DOMINIQUE, T. et al. The architectural design of trees protects them against large herbivores. **Functional Ecology**, v. 31, n. 9, p. 1710–1717, 1 set. 2017.
- CHAZDON, R. Regeneração de florestas tropicais Tropical forest regeneration. **Boletim Museu Paraense Emílio Goeldi de Ciencias Naturais**, v. 7, p. 195–218, 2012.
- CHAZDON, R. L. et al. Rates of change in tree communities of secondary Neotropical forests following major disturbances. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 362, n. 1478, p. 273–289, 2006.
- CLARK et al. Are Plant Populations Seed Limited? A Critique and Meta-Analysis of Seed Addition Experiments. **The American Naturalist**, v. 170, n. 1, p. 128, 2007.
- CLARK, C. J.; POULSEN, J. R.; PARKER, V. T. The Role of Arboreal Seed Dispersal Groups on the Seed Rain of a Lowland Tropical Forest1. **Biotropica**, v. 33, n. 4, p. 606–620, 2001.
- CLARK, J. S. et al. Interpreting recruitment limitation in forests. **American journal of botany**, v. 86, n. 1, p. 1–16, 1999.
- CLARKE, P. J.; DAVISON, E. A. Emergence and survival of herbaceous seedlings in temperate grassy woodlands: recruitment limitations and regeneration niche. **Austral Ecology**, v. 29, n. 3, p. 320-331, 2004.
- COOKE, A. S.; LAKHANI, K. H. Damage to coppice regrowth by muntjac deer Muntiacus reevesi and protection with electric fencing. **Biological Conservation**, v. 75, n. 3, p. 231–238, 1996.
- COOMES, D. A.; GRUBB, P. J. Colonization, tolerance, competition and seed-size variation within functional groups. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 18, n. 6, p. 283–291, 2003.
- COSTA, R. C. da; ARAÚJO, F. S. de. Densidade, germinação e flora do banco de sementes no solo, no final da estação seca, em uma área de caatinga, Quixadá, CE. **Acta Botanica Brasilica**, v. 17, p. 259–264, 2003.
- CRAWLEY, M. J. Insect herbivores and plant population dynamics. **Annual review of entomology**, v. 34, n. 1, p. 531–562, 1989.
- CUBIÑA, A.; AIDE, T. M. The Effect of Distance from Forest Edge on Seed Rain and Soil Seed Bank in a Tropical Pasture1. **Biotropica**, v. 33, n. 2, p. 260–267, 2001.
- DALLING, J. W.; HUBBELL, S. P. Seed size, growth rate and gap microsite conditions as. **Journal of Ecology**, p. 557–568, 2002.
- DALLING, J. W.; SWAINE, M. D.; GARWOOD, N. C. Dispersal patterns and seed bank dynamics of pioneer trees in moist tropical forest. **Ecology**, v. 79, n. 2, p. 564–578, 1998.
- DIAZ, S. et al. Plant functional types and ecosystem function in relation to global change. **Journal of Vegetation Science**, v. 8, n. 4, p. 463–474, 1997.

- ENGELBRECHT, B. M. J. et al. Short dry spells in the wet season increase mortality of tropical pioneer seedlings. **Oecologia**, v. 148, n. 2, p. 258–269, 2006.
- ERB, K.-H. et al. Livestock Grazing, the Neglected Land Use. In: **Social Ecology**. [s.l.] Springer International Publishing, p. 295–313, 2016..
- EVJU, M. et al. Grazing responses in herbs in relation to herbivore selectivity and plant traits in an alpine ecosystem. **Oecologia**, v. 161, n. 1, p. 77–85, ago. 2009.
- EWEL, J. J. Differences between wet and dry successional tropical ecosystems. Diferencias entre ecosistemas tropicales sucesionales húmedos y secos. **Geo Eco Trop**, v. 1, n. 2, p. 103–117, 1977.
- FENNER, M.; HANLEY, M. E.; LAWRENCE, R. Comparison of seedling and adult palatability in annual and perennial plants. **Functional Ecology**, v. 13, n. 4, p. 546–551, 1999.
- FERNÁNDEZ-LUGO, S. et al. Vegetation change and chemical soil composition after 4 years of goat grazing exclusion in a Canary Islands pasture. **Agriculture, ecosystems & environment**, v. 132, n. 3–4, p. 276–282, 2009.
- FERNÁNDEZ-LUGO, S. et al. Productivity: key factor affecting grazing exclusion effects on vegetation and soil. **Plant ecology**, v. 214, n. 4, p. 641–656, 2013.
- FORBES, E. S. et al. Synthesizing the effects of large, wild herbivore exclusion on ecosystem function. **Functional Ecology**. Blackwell Publishing Ltd, 2019.
- GARWOOD, N. C. Tropical Soil Seed Banks: A Review. In: **Ecology of Soil Seed Banks**. p. 149–209, 1989.
- GERHARDT, K.; HYTTEBORN, H. Natural dynamics and regeneration methods in tropical dry forests: an introduction. **Journal of vegetation science**, v. 3, n. 3, p. 361–364, 1992.
- GHAZOUL, J. et al. Conceptualizing Forest degradation. **Trends in ecology & evolution**, v. 30, n. 10, p. 622-632, 2015.
- GILL, R. The influence of large herbivores on tree recruitment and forest dynamics, in: DANELL, K., BERGSTRÖM, R., DUNCAN, P., PASTOR, J. (Eds.), Large herbivore ecology, ecosystem dynamics and conservation (Vol. 11). Cambridge University Press, New York, pp. 170-202, 2016.
- GOHEEN, J. R. et al. Large herbivores facilitate savanna tree establishment via diverse and indirect pathways. **Journal of Animal Ecology**, v. 79, n. 2, p. 372–382, 2010.
- GRIZ, M. L. S.; MACHADO, I. C. Fruiting Phenology and Seed Dispersal Syndromes in Caatinga , a Tropical Dry Forest in the Northeast of Brazil Author ( s ): Luciana Maria Sobral Griz and Isabel Cristina S . Machado Published by: Cambridge University Press Stable URL : <https://www.jstor.org/stable/10.1002/ect.1217>, 2001.
- HANKE, W., BÖHNER, J., DREBER, N., JÜRGENS, N., SCHMIEDEL, U., WESULS, D., & DENGLER, J. The impact of livestock grazing on plant diversity: an analysis across dryland ecosystems and scales in southern Africa. **Ecological Applications**, v. 24, n. 5, p. 1188-1203, 2014.

- HERNÁNDEZ, M. P. G.; SILVA-PANDO, F. J. Grazing effects of ungulates in a Galician oak forest (northwest Spain). **Forest Ecology and Management**, v. 88, n. 1–2, p. 65–70, 1996.
- HOLECHEK, Jerry L. et al. Grazing impacts on rangeland vegetation: what we have learned. **Rangelands**, v. 28, n. 1, p. 7–13, 2006.
- HOPKINS, M. S.; GRAHAM, A. W. Viable soil seed banks in disturbed lowland tropical rainforest sites in North Queensland. **Australian journal of ecology**, v. 9, n. 2, p. 71–79, 1984.
- HUANG, A. et al. Land use/land cover changes and its impact on ecosystem services in ecologically fragile zone: A case study of Zhangjiakou City, Hebei Province, China. **Ecological Indicators**, v. 104, p. 604–614, 2019.
- JAMELLI, D.; BERNARD, E.; MELO, F. P. L. Habitat use and feeding behavior of domestic free-ranging goats in a seasonal tropical dry forest. **Journal of Arid Environments**, v. 190, 2021.
- JARDIM, F. C. da S. Natural re generation in tropical forests. **Revista de Ciências Agrarias - Amazon Journal of Agricultural and Environmental Sciences**, v. 58, n. 1, p. 105–113, 2015.
- JESUS, F. M. et al. The importance of landscape structure for seed dispersal in rain forest fragments. **Journal of Vegetation Science**, v. 23, n. 6, p. 1126–1136, 2012.
- KAPÁS, R. E. et al. Grazing livestock increases both vegetation and seed bank diversity in remnant and restored grasslands. **Journal of Vegetation Science**, v. 31, n. 6, p. 1053–1065, 2020.
- KENNARD, D. K. et al. Effect of disturbance intensity on regeneration mechanisms in a tropical dry forest. **Forest Ecology and Management**, v. 162, n. 2–3, p. 197–208, 2002.
- KHURANA, E.; SINGH, J. S. Ecology of seed and seedling growth for conservation and restoration of tropical dry forest: a review. **Environmental Conservation**, v. 28, n. 1, p. 39–52, 2001.
- KNOCHEL, D. G.; FLAGG, C.; SEASTEDT, T. R. Effects of plant competition, seed predation, and nutrient limitation on seedling survivorship of spotted knapweed (*Centaurea stoebe*). **Biological invasions**, v. 12, n. 11, p. 3771–3784, 2010.
- KRUSKA, R. L. et al. Mapping livestock-oriented agricultural production systems for the developing world. **Agricultural systems**, v. 77, n. 1, p. 39–63, 2003.
- LEAL, I. R. et al. Changing the Course of Biodiversity Conservation in the Caatinga of Northeastern Brazil\|Cambiando el Curso de la Conservación de Biodiversidad en la Caatinga del Noreste de Brasil. **Conservation Biology**, v. 19, n. 3, p. 701–706, 2005.
- LEAL, I. R.; VICENTE, A.; TABARELLI, M. Herbivoria por caprinos na caatinga da região de xingó: uma análise preliminar. **Ecologia e Conservação da Caatinga**, n. Oba 1998, p. 695–716, 2003.
- LEAL, I. R.; WIRTH, R.; TABARELLI, M. Seed dispersal by ants in the semi-arid Caatinga of north-east Brazil. **Annals of botany**, v. 99, n. 5, p. 885–894, 2007.

- LECK M.A., P. V. T.; SIMPSON, R. L. Ecology of soil seed banks. **Academic Press**, New York, 462 pp, 1989.
- LEZAMA, F. et al. Variation of grazing-induced vegetation changes across a large-scale productivity gradient. **Journal of Vegetation Science**, v. 25, n. 1, p. 8–21, 2014.
- LIEBERMAN, D.; LI, M. Seedling recruitment patterns in a tropical dry forest in Ghana. **Journal of Vegetation Science**, v. 3, n. 3, p. 375–382, 1992.
- LIMA, A. L. A.; RODAL, M. J. N. Phenology and wood density of plants growing in the semi-arid region of northeastern Brazil. **Journal of Arid Environments**, v. 74, n. 11, p. 1363–1373, 2010.
- LIMA, A. B. de; RODAL, M. J. N.; SILVA, A. C. B. L. Chuva de sementes em uma área de vegetação de Caatinga no estado de Pernambuco. **Rodriguésia**, v. 59, n. 4, p. 649–658, 2008.
- LOYDI, A.; ZALBA, S. M.; DISTEL, R. A. Vegetation change in response to grazing exclusion in montane grasslands, Argentina. **Plant Ecology and Evolution**, v. 145, n. 3, p. 313–322, 2012.
- MARON, J. L.; GARDNER, S. N. Consumer pressure, seed versus safe-site limitation, and plant population dynamics. **Oecologia**, v. 124, n. 2, p. 260–269, 2000.
- MCDONALD, M. A.; MCLAREN, K. P.; NEWTON, A. C. What are the mechanisms of regeneration post-disturbance in tropical dry forest? Environmental Evidence. Recuperado de <https://goo.gl/0VJPbX>, 2010.
- MCNAUGHTON, S. J. Compensatory plant growth as a response to herbivory. **Oikos**, p. 329–336, 1983.
- MCNAUGHTON, S. J.; BANYIKWA, F. F.; MCNAUGHTON, M. M. Promotion of the cycling of diet-enhancing nutrients by African grazers. **Science**, v. 278, n. 5344, p. 1798–1800, 1997.
- MEIADO, M. V., SILVA, F.F.S., BARBOSA, D.C.A., SIQUEIRA-FILHO, J. A. Diaspore of the caatinga: a review, in **Flora of the Caatingas of the São Francisco River: Natural History and Conservation**. Rio de Janeiro, pp. 308-364, 2012.
- MELO, F. P. L. The socio-ecology of the Caatinga: understanding how natural resource use shapes an ecosystem. In: **Caatinga**. Springer, 2017. p. 369–382.
- MENEZES, T. C. **Effects of introduced herbivores on the structure and dynamics of a seasonally dry forest**. Tese (doutorado em Biologia Vegetal) - Universidade Federal de Pernambuco, 2018.
- MERTENS, J. et al. Spondias tuberosa arruda (Anacardiaceae), uma árvore ameaçada de extinção da caatinga? **Brazilian Journal of Biology**, v. 77, n. 3, p. 542–552, 2017.
- METZGER, K. L. et al. Effects of seasonal grazing on plant species diversity and vegetation structure in a semi-arid ecosystem. **Journal of Arid Environments**, v. 61, n. 1, p. 147–160, abr. 2005.
- MILES, L. et al. A global overview of the conservation status of tropical dry forests. **Journal of Biogeography**, v. 33, p. 491–505, 2006.

- MILLER, E. A.; HALPERN, C. B. Effects of environment and grazing disturbance on tree establishment in meadows of the central Cascade Range, Oregon, USA. **Journal of Vegetation Science**, v. 9, n. 2, p. 265–282, 1998.
- MURPHY, P. G.; LUGO, A. E. Ecology of tropical dry forest. **Annual review of ecology and systematics**, v. 17, n. 1, p. 67-88, 1986.
- NATHAN, R. A. N.; CASAGRANDI, R. A simple mechanistic model of seed dispersal, predation and plant establishment: Janzen-Connell and beyond. **Journal of Ecology**, v. 92, n. 5, p. 733–746, 2004.
- NATHAN, R.; MULLER-LANDAU, H. C. Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. **Trends in ecology & evolution**, v. 15, n. 7, p. 278–285, 2000.
- NISHIZAWA, K. et al. Deer herbivory affects the functional diversity of forest floor plants via changes in competition-mediated assembly rules. **Ecological research**, v. 31, n. 4, p. 569–578, 2016
- OLFF, H.; RITCHIE, M. E. Effects of herbivores on grassland plant diversity. **Trends in ecology & evolution**, v. 13, n. 7, p. 261–265, 1998.
- OLIVEIRA, F. M. et al. Effects of increasing aridity and chronic anthropogenic disturbance on seed dispersal by ants in Brazilian Caatinga. **Journal of Animal Ecology**, v. 88, n. 6, p. 870-880, 2019.
- ORROCK, J. L. et al. Seed predation, not seed dispersal, explains the landscape-level abundance of an early-successional plant. **Journal of Ecology**, v. 94, n. 4, p. 838–845, 2006.
- PAKEMAN, R. J.; SMALL, J. L. The role of the seed bank, seed rain and the timing of disturbance in gap regeneration. **Journal of Vegetation Science**, v. 16, n. 1, p. 121–130, 1 fev. 2005.
- PAUSAS, J. G.; KEELEY, J. E. Evolutionary ecology of resprouting and seeding in fire-prone ecosystems. **New Phytologist**, v. 204, n. 1, p. 55–65, 2014.
- PEREIRA, R. M. de A. et al. Estudos fenológicos de algumas espécies lenhosas e herbáceas da caatinga. **Embrapa Caprinos e Ovinos-Artigo em periódico indexado (ALICE)**, 1989.
- PERES, C. A.; BARLOW, J.; LAURANCE, W. F. Detecting anthropogenic disturbance in tropical forests. **Trends in ecology & evolution**, v. 21, n. 5, p. 227–229, 2006.
- PRĀVĀLIE, R. Drylands extent and environmental issues. A global approach. **Earth-Science Reviews**, v. 161, p. 259-278, 2016.
- QUESADA, M. et al. Succession and management of tropical dry forests in the Americas: Review and new perspectives. **Forest Ecology and Management**, v. 258, n. 6, p. 1014–1024, 2009.
- RAMOS, G. Vidas secas. Record, 1982.
- RIBEIRO, E. M. S. et al. Chronic anthropogenic disturbance drives the biological impoverishment of the Brazilian Caatinga vegetation. **Journal of Applied Ecology**, v. 52, n. 3, p. 611–620, 2015.

- ROONEY, T. P. Deer impacts on forest ecosystems: a North American perspective. **Forestry: An International Journal of Forest Research**, v. 74, n. 3, p. 201–208, 2001.
- SALAZAR, A. et al. Timing of seed dispersal and dormancy, rather than persistent soil seedbanks, control seedling recruitment of woody plants in Neotropical savannas. **Seed Science Research**, v. 21, n. 2, p. 103–116, 2011.
- SAMPAIO, E. V. S. B.; FREITAS, A. D. S. Caatinga: descrição geral. In: MOURA, F. DE B. P.; SILVA, J. V. (Ed.). **Restauração na Caatinga**. Maceió: EDUFAL, p. 13–38, 2017.
- SARMIENTO, F. O. Arrested succession in pastures hinders regeneration of Tropandean forests and shreds mountain landscapes. **Environmental conservation**, v. 24, n. 1, p. 14–23, 1997.
- SAVADOGO, P. et al. Relationships between soil seed banks and above-ground vegetation along a disturbance gradient in the W National Park trans-boundary biosphere reserve, West Africa. **Journal of Plant Ecology**, v. 10, n. 2, p. 349–363, 2017.
- SCHRAMA, M. et al. Herbivore trampling as an alternative pathway for explaining differences in nitrogen mineralization in moist grasslands. **Oecologia**, v. 172, n. 1, p. 231–243, 2013.
- SCHULZ, K. et al. Grazing deteriorates the soil carbon stocks of Caatinga forest ecosystems in Brazil. **Forest Ecology and Management**, v. 367, p. 62–70, 2016.
- SCHULZ, K. et al. Grazing reduces plant species diversity of Caatinga dry forests in northeastern Brazil. **Applied Vegetation Science**, v. 22, n. 2, p. 348–359, 2019.
- SENA, F. H. et al. Goats foster endozoochoric dispersal of exotic species in a seasonally dry tropical forest ecosystem. **Journal of Arid Environments**, v. 188, 2021.
- SHUGART, H. H. **A theory of forest dynamics: the ecological implications of forest succession models**. United States, 1984.
- SILANIKOVE, N.; GILBOA, N.; NITSAN, Z. Interactions among tannins, supplementation and polyethylene glycol in goats given oak leaves: effects on digestion and food intake. **Animal Science**, v. 64, n. 3, p. 479–483, 1997.
- SILVA, G. H. M.; OVERBECK, G. E. Soil seed bank in a subtropical grassland under different grazing intensities. **Acta Botanica Brasilica**, v. 34, n. 2, p. 360–370, 2020.
- SILVA, J. M. C.; LEAL, I. R.; TABARELLI, M. (Ed.). **Caatinga: the largest tropical dry forest region in South America**. Springer, 2018.
- SINGH, S. P. Chronic disturbance, a principal cause of environmental degradation in developing countries. **Environmental conservation**, v. 25, n. 1, p. 1–2, 1998.
- SKOGLUND, J. The role of seed banks in vegetation dynamics and restoration of dry tropical ecosystems. **Journal of Vegetation Science**, v. 3, n. 3, p. 357–360, 1992.
- SOUZA NASCIMENTO, C. E. et al. The introduced tree *Prosopis juliflora* is a serious threat to native species of the Brazilian Caatinga vegetation. **Science of the Total Environment**, v. 481, p. 108–113, 2014.

- SOUZA NASCIMENTO, C. E. et al. Seed germination and early seedling survival of the invasive species *Prosopis juliflora* (Fabaceae) depend on habitat and seed dispersal mode in the Caatinga dry forest. **PeerJ**, v. 8, 3 set. 2020.
- SPECHT, M. J. et al. Burning biodiversity: Fuelwood harvesting causes forest degradation in human-dominated tropical landscapes. **Global Ecology and Conservation**, v. 3, p. 200–209, 2015.
- SUTHERLAND, M. A. et al. Dairy goats prefer to use different flooring types to perform different behaviours. **Applied Animal Behaviour Science**, v. 197, p. 24–31, 2017.
- SWANSON, M. E. et al. The forgotten stage of forest succession: early successional ecosystems on forest sites. **Frontiers in Ecology and the Environment**, v. 9, n. 2, p. 117–125, 2011.
- TABARELLI, M.; LOPES, A. v.; PERES, C. A. Edge-effects Drive Tropical Forest Fragments Towards an Early-Successional System. **Biotropica**, v. 40, n. 6, p. 657–661, 2008.
- TELETCHEA, F. **Animal domestication: A brief overview**. IntechOpen, 2019.
- THOMPSON, K. et al. The functional ecology of soil seed banks. **Seeds: the ecology of regeneration in plant communities**, v. 2, p. 215–235, 2000.
- TJELELE, J.; WARD, D.; DZIBA, L. The effects of seed ingestion by livestock, dung fertilization, trampling, grass competition and fire on seedling establishment of two woody plant species. **PLoS One**, v. 10, n. 2, p. e0117788, 2015.
- TURNBULL, L. A.; CRAWLEY, M. J.; REES, M. Are plant populations seed-limited? A review of seed sowing experiments. **Oikos**, v. 88, n. 2, p. 225–238, 2000.
- VANDERLEI, R. S. et al. Extensive clonal propagation and resprouting drive the regeneration of a Brazilian dry forest. **Journal of Tropical Ecology**, v. 37, n. 1, p. 35–42, 2021.
- VELDE, B.; BARRÉ, P. Man and Agriculture: Manipulating Soil–Plant Interactions. In: **Soils, Plants and Clay Minerals**. Springer, p. 255–303, 2009.
- VIEIRA, D. L. M.; SCARIOT, A. Principles of natural regeneration of tropical dry forests for restoration. **Restoration ecology**, v. 14, n. 1, p. 11–20, 2006.
- VILLAR, N. et al. The cryptic regulation of diversity by functionally complementary large tropical forest herbivores. **Journal of Ecology**, v. 108, n. 1, p. 279–290, 2020.
- WAN, H. et al. Selective grazing and seasonal precipitation play key roles in shaping plant community structure of semi-arid grasslands. **Landscape ecology**, v. 30, n. 9, p. 1767–1782, 2015.
- WEIHER, E.; CLARKE, P.; KEDDY, P. a. Community assembly rules, morphological dispersion, of plant species the coexistence. **Oikos**, v. 81, n. 2, p. 309–322, 1998.
- WESTOBY, M.; MOLES, A. T. Seedling survival and seed size: a synthesis of the literature. **Journal Of Ecology**, v. 92, n. 3, p. 372–383, 2004.
- WILLSON, M. F.; CROME, F. H. J. Patterns of seed rain at the edge of a tropical Queensland rain forest. **Journal of Tropical Ecology**, v. 5, n. 3, p. 301–308, 1989.

WINKLER, K. et al. Global land use changes are four times greater than previously estimated. **Nature Communications**, v. 12, n. 1, 2021.

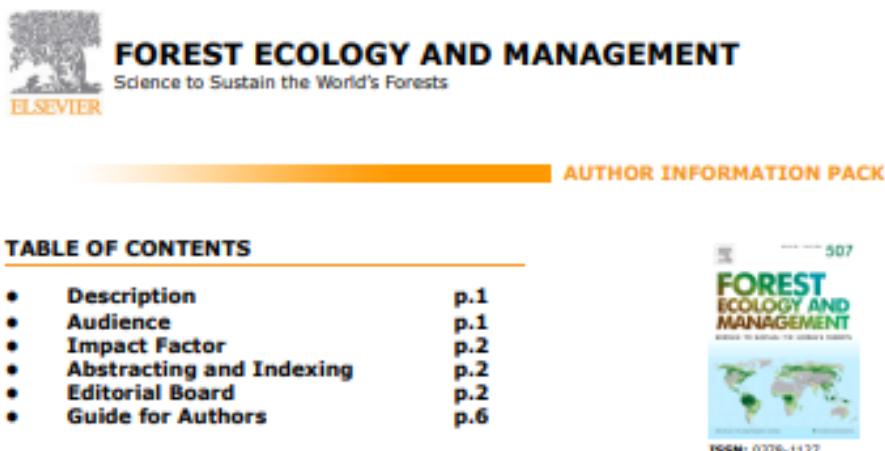
YAMAMOTO, S.-I. The gap theory in forest dynamics. **The botanical magazine=Shokubutsu-gaku-zasshi**, v. 105, n. 2, p. 375–383, 1992.

ZEPPEL, M. J. B. et al. Drought and resprouting plants. **New Phytologist**, v. 206, n. 2, p. 583–589, 2015.

## ANEXO A

Normas para submissão dos artigos nos periódicos desejados

Artigo 1. Manuscrito submetido ao periódico Forest Ecology and Management  
<https://www.elsevier.com/journals/forest-ecology-and-management/0378-1127/guide-for-authors>



**FOREST ECOLOGY AND MANAGEMENT**  
*Science to Sustain the World's Forests*

**AUTHOR INFORMATION PACK**

---

**TABLE OF CONTENTS**

● <b>Description</b>	<b>p.1</b>
● <b>Audience</b>	<b>p.1</b>
● <b>Impact Factor</b>	<b>p.2</b>
● <b>Abstracting and Indexing</b>	<b>p.2</b>
● <b>Editorial Board</b>	<b>p.2</b>
● <b>Guide for Authors</b>	<b>p.6</b>

ISSN: 0378-1127

### DESCRIPTION

#### Aims and Scope

*Forest Ecology and Management* publishes scientific articles linking forest ecology with forest management, focusing on the application of biological, ecological and social knowledge to the management and conservation of plantations and natural forests.

The journal encourages communication between scientists in disparate fields who share a common interest in ecology and forest management, bridging the gap between research workers and forest managers. A peer-review process ensures the quality and international interest of the manuscripts accepted for publication.

We encourage submission of papers that will be of strong interest and value to the Journal's international readership. Some key features of papers with strong interest include:

1. Clear connections between the ecology and management of forests;
2. Novel ideas or approaches to important challenges in forest ecology and management;
3. Studies that address a population of interest beyond the scale of single research sites (see the editorial, Three key points in the design of forest experiments, *Forest Ecology and Management* 255 (2008) 2022-2023);
4. Review Articles on timely, important topics. Authors are invited to contact one of the Editors to discuss the suitability of a potential review manuscript;
5. How to avoid having your manuscript rejected: Perspectives from the Editors of *Forest Ecology and Management*, Volume 473, 1 October 2020, 118321.

The Journal encourages proposals for special issues examining important areas of forest ecology and management. Potential guest editors should contact one of the Editors to initiate a discussion about topics, potential papers, and other details.

### AUDIENCE

Research Workers, Managers and Policy Makers in forestry, natural resources, ecological conservation and related fields.

Artigo 2 Manuscrito a ser enviado ao periódico Journal of Ecology:

<https://besjournals.onlinelibrary.wiley.com/hub/journal/13652745/author-guidelines-revisions>

The screenshot shows the homepage of the Journal of Ecology. At the top, there are two dark grey navigation bars. The first bar contains 'JOURNALS' and 'TOPICS' with dropdown menus. Below it is a blue header bar with the journal's name 'Journal of Ecology' in white text on the left and the British Ecological Society logo (a stylized 'E' inside a square) on the right. Underneath the blue bar, the text 'Editors: Richard Bardgett, Amy Austin, Yvonne Buckley, Jane Catford and David Gibson' is displayed. A horizontal line separates the header from the main content area. In the main area, there are four white buttons with black text: 'HOME', 'ABOUT', 'BROWSE', and 'CONTENT COLLECTIONS'. Below these buttons, the section 'Author Guidelines' is titled, followed by a paragraph of explanatory text and a bulleted list of eight items.

JOURNALS ▾ TOPICS ▾

# Journal of Ecology

BRITISH  
ECOLOGICAL  
SOCIETY

Editors: Richard Bardgett, Amy Austin, Yvonne Buckley, Jane Catford and David Gibson

---

HOME ABOUT ▾ BROWSE ▾ CONTENT COLLECTIONS ▾

## Author Guidelines

This page is intended for authors planning their initial submission to the journal. Authors who have been asked to prepare a revision should [click here](#). For initial submission, we do not require you to adhere to journal formatting requirements. Please see our quick checklist for initial submission for details.

- Quick Checklist for Initial Submission
- Transparent Peer Review
- Article Types
- Manuscript Specifications
- Manuscript Submission
- Editorial Process
- Process after Acceptance